Gebietsfremde Ameisen: Eine Übersicht (Hymenoptera: Formicidae)

Wolfgang RABITSCH

Abstract: Alien Ants: A reader's digest. This paper summarizes the distribution and impacts of selected alien ants, gives examples where alien ants support or contradict general invasion ecology patterns and provides brief accounts of the invasion history of selected species.

Key words: Alien, non-indigenous, non-native, exotic, invasive, ants, Formicidae.

Einleitung

Die Literatur zur Invasionsökologie allgemein und zu gebietsfremden Ameisen speziell ist beinahe unüberschaubar. Seit dem Buch „The ecology of invasions by animals and plants" von Charles ELTON (1958), einem modernen Klassiker der Invasionsökologie (vgl. RICHARDSON & PYŠEK 2008), besonders aber in den letzten beiden Jahrzehnten, sind Publikationen zu dem Thema aus biologischen Fachzeitschriften nicht mehr wegzudenken. ELTON (1958) erwähnt „nur" zwei gebietsfremde Ameisenarten: *Linepithema humile* (MAYR 1868) und *Pheidole megacephala* (FABRICIUS 1793), MCGLYNN (1999a) listet in einem weltweiten Überblick hingegen 147 Arten, die verschleppt wurden und zumindest zeitweise etablierte Populationen im neuen Areal ausgebildet haben. Im deutschsprachigen Raum wurde die Invasionsökologie vor allem durch das Buch „Die Ameise als Tramp" von Bernhard KEGEL (1999) einer breiteren Öffentlichkeit bekannt, in dem Ameisen beispielhaft für verschiedene Muster und Prozesse biologischer Invasionen verwendet werden. Der Begriff „tramp species" bei Ameisen geht zurück auf HÖLLDOBLER & WILSON (1990: S. 215, vgl. auch PASSERA 1994), wurde früher und wird aktuell aber auch für andere Organismengruppen verwendet (z. B. WERNER 1961). Er umschreibt Arten mit charakteristischen Eigenschaften, die im Gefolge des Menschen um die ganze Welt verschleppt wurden (Tabelle 1).

Tabelle 1: Charakteristische Eigenschaften von Ameisen-Tramps (verändert nach PASSERA 1994).

Bevorzugung instabiler Lebensräume und Fähigkeit zur raschen Mobilisierung und Umsiedlung
Bevorzugung anthropogen geschaffener oder geprägter Lebensräume im neuen Areal
Keine intraspezifische Aggression zwischen verschiedenen Nestern einer Superkolonie, aber mitunter hohe Aggression zwischen Superkolonien
Hohe interspezifische Aggression zu anderen Ameisenarten
Mehrere Königinnen pro Nest (Polygynie)
Kopula erfolgt im Nest ohne Hochzeitsflüge
Tochternester werden durch Kolonieteilung gegründet (budding)
Geringe Körpergröße (< 3.5 mm)

Die Terminologie zu gebietsfremden Arten ist vielfältig (z. B. RICHARDSON et al. 2000, COLAUTTI & MACISAAC 2004) und enthält unterschiedliche Konnotationen, die aber nicht Gegenstand des vorliegenden Artikels sind. Es sei hier nur darauf hingewiesen, dass unterschiedliche Auffassungen Vergleiche von Daten erschweren können und bei Auswertungen stets zu berücksichtigen sind. Die Bedeutung und Verwendung der wichtigsten Begriffe im vorliegenden Artikel ist in Tabelle 2 zusammengefasst.

Tabelle 2: Invasionsökologische Terminologie in diesem Beitrag. *Diese Definition ist nicht eindeutig in Bezug auf Arten, die ihr Areal in jüngerer Zeit als vermutliche Folge der Landnutzungsänderungen oder des Klimawandels selbständig erweitern. **In der wissenschaftlichen Literatur wird der Begriff mitunter auch für expansive Arten verwendet, die sich im neuen Gebiet ausbreiten, deren Auswirkungen aber nicht bekannt sind.

Begriff	Bedeutung
Gebietsfremd	Vom Menschen absichtlich oder unabsichtlich in ein Gebiet verbracht, das nicht aus eigener Kraft erreicht werden kann*
Etabliert	In der Lage dauerhafte, eigenständig reproduzierende Populationen aufzubauen
Invasiv	Negative Auswirkungen auf heimische Arten, Lebensräume oder Ökosystemleistungen**

Denisia **25**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **85** (2009):
119–140

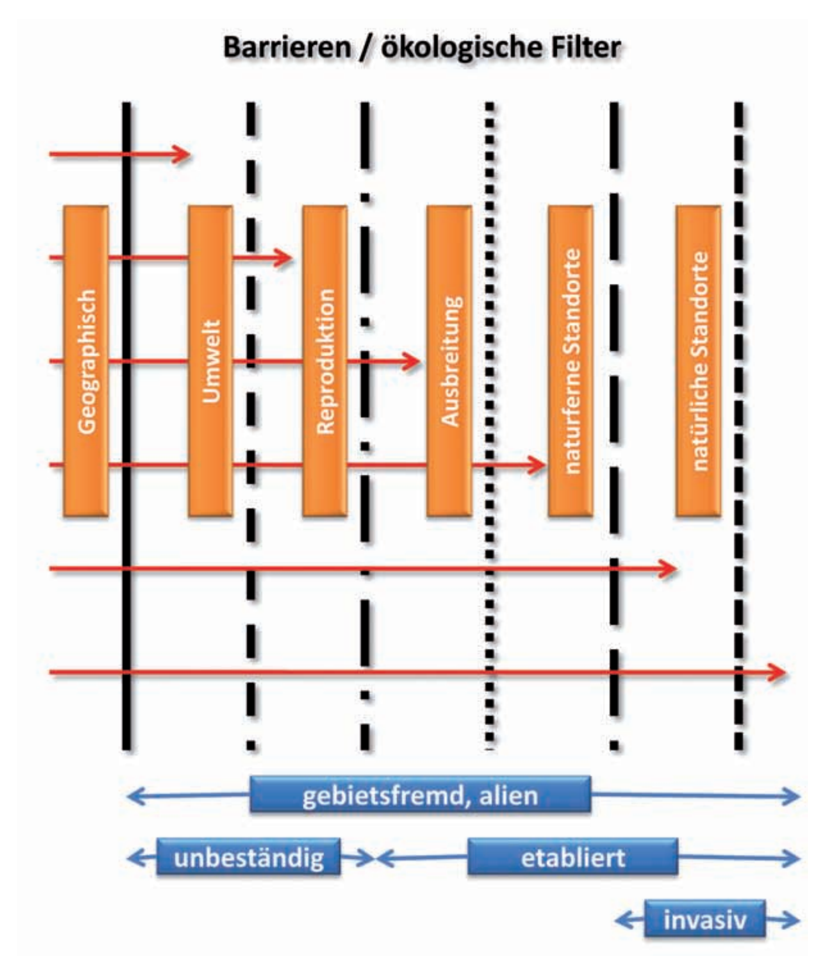


Abb. 1: Biologische Invasionen lassen sich in mehrere Invasionsstufen unterteilen, für die verschiedene Barrieren überwunden werden müssen (verändert nach RICHARDSON et al. 2000).

Biologische Invasionen lassen sich in mehrere aufeinander folgende Phasen unterteilen (Abb. 1). Nach der Verschleppung in ein neues Gebiet schafft es nur ein Bruchteil der Arten sich zu etablieren. Nach einer Daumenregel sind dies rund 5-20 % der Arten („tens rule“, WILLIAMSON 1996), wenngleich auch zahlreiche Ausnahmen bekannt sind. Anschließend tritt eine mehr oder weniger lange Latenzphase auf, bis sich die Art weiter ausbreitet. Dieser so genannte „time-lag“ beträgt bei Gehölzen Jahrzehnte bis Jahrhunderte, manche Wirbellose sind hingegen in der Lage innerhalb eines Jahres mehrere Generationen auszubilden und sich rasch auszubreiten (KOWARIK 2003, CROOKS 2005). Manchmal erfolgt die Ausbreitung erst nachdem sich bestimmte Umweltbedingungen verändert haben (vgl. *Anoplolepis gracilipes* [SMITH 1857] weiter unten). Eine erfolgreiche Ausbreitung ist manchmal auch mit der Eroberung neuer Lebensräume verbunden. Eine Reihe von gebietsfremden Arten, die sich zunächst an anthropogen überformten Standorten etabliert hat, konnte später ihr Habitatspektrum erweitern und in naturnahe und natürliche Lebensräume vordringen. Diese invasiven Arten werden aus Sicht des Naturschutzes oft als problematisch angesehen.

Tabelle 3: Überblick über die Zahl gebietsfremder Ameisenarten ausgewählter Regionen der Erde.

Land / Region	Heimische Ameisenarten	Gebietsfremde Ameisenarten	Quellen
Azoren	6	8	WETTERER et al. (2004)
Balearen	56	14	GÓMEZ & ESPADALER (2006)
Fiji	113	25	WARD & WETTERER (2006)
Florida	218	49	DEYRUP (2003)
Hawai'i	0	ca. 45	KRUSHELNYCKY et al. (2005)
Kalifornien	255	26	WARD P.S. (2005)
Kanarische Inseln	ca. 60	12	ESPADALER & BERNAL (2003)
Madeira	10	18	WETTERER et al. (2006)
Neuseeland	11	26	WARWICK (2007)

Am häufigsten werden Ameisen wohl mit Erde und Pflanzenmaterial verschleppt. In historischer Zeit wurden Schiffe mit Erde als Ballast befüllt (Schiffe benötigen für ausreichende Stabilität im Wasser ein entsprechendes Gewicht, heute werden große Schiffe mit Ballastwasser austariert), die im Zielhafen gegen die Fracht ausgetauscht wurde. Aktuell gelangen Ameisen als „blinde Passagiere“ vor allem mit Erde, Zier- und Nutzpflanzen mit dem Flugzeug in noch kürzerer Zeit an Orte, die sie aus eigener Kraft nicht erreichen können. Dass Ameisen verschleppt werden belegen die „interception“-Statistiken jener Länder mit hohen Quarantänebestimmungen. In Australien wurden in den letzten 20 Jahren über 6700 Fälle von gebietsfremden Ameisen aus 105 Arten bei Einfuhrkontrollen von unterschiedlichen Gütern festgestellt (aus LACH & THOMAS 2008). Und in Neuseeland wurden zwischen 1955-2005 4355 Fälle von 115 Arten aus 52 Gattungen registriert, wobei die 20 häufigsten Arten über 90 % dieser Fälle ausmachen (WARD et al. 2006). Die Artenzusammensetzung änderte sich über die Jahre. Während die Rate für manche Arten, wie die insgesamt am häufigsten festgestellte *Pheidole megacephala* (ca. 18 interceptions pro Jahr) mit der Zeit nahezu unverändert geblieben ist, haben andere Arten zugenommen oder abgenommen (LESTER 2005). Für die kontinentalen U.S.A. wurden zwischen 1927-1985 bei Grenzkontrollen unterschiedlicher Güterimporte 232 gebietsfremde Arten aus 58 Gattungen dokumentiert, davon gelten 28 Arten aus 17 Gattungen aktuell als etabliert (SUAREZ et al. 2005).

Das absichtliche Freisetzen von Ameisen zur biologischen Kontrolle erfolgt sehr selten. Mehrere Versuche Waldameisen (*Formica* spp.) gegen herbivore Insekten einzusetzen wurden in Nordamerika durchgeführt. In den 1970er-Jahren wurde *Formica lugubris* ZETTERSTEDT 1838 von Norditalien in das östliche Kanada importiert,

wo sich die Art etabliert und ausgebreitet hat (STORER et al. 2008). Auch das absichtliche Importieren von Ameisen zur privaten Haltung in Formikarien ist von zunehmender Bedeutung (BUSCHINGER 2004). Die Fähigkeit von Ameisen aus Behältnissen auszubrechen ist bekannt und es ist wohl nur eine Frage der Zeit, bis es einer Art gelingt auf diesem Wege ein neues Gebiet zu erobern.

Globaler Überblick

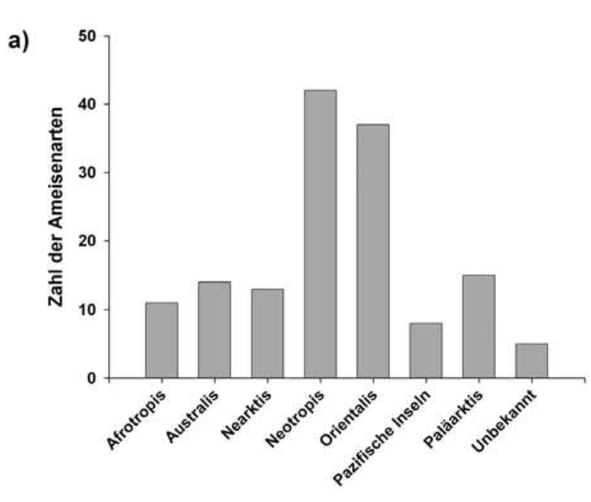
Tabelle 3 gibt einen Überblick über die Zahl gebietsfremder Ameisenarten ausgewählter Regionen der Erde. Wie auch in anderen Tiergruppen sind Inseln besonders von biologischen Invasionen betroffen. Dies liegt zum einen an der häufig ameisenarmen heimischen Ameisenfauna, die eine Invasion durch gebietsfremde Arten begünstigt (z. B. besitzt Hawai'i keine einzige heimische Ameisenart, REIMER 1994, KRUSHELNYCKY et al. 2005), zum anderen an der oft einzigartigen endemischen Fauna und Flora von Inseln, deren lokales Aussterben gleichzeitig ein globales Aussterben bedeutet.

In einer globalen Zusammenstellung zeigte sich, dass die Herkunftsregion der meisten gebietsfremden Arten in der Neotropis und Orientalis liegt, gefolgt von der Paläarktis. Pazifische Inseln sind die mit Abstand wichtigste Zielregion (MCGLYNN 1999a, Abb. 2).

In der Global Invasive Species Database (http://www.issg.org/database) sind 16 Ameisenarten enthalten, für die bedeutende negative Auswirkungen dokumentiert sind (Tabelle 4, Abb. 3a-h, Abb. 4b-e, h). Die ökologischen Auswirkungen biologischer Invasionen durch *Solenopsis invicta* BUREN 1972 und *Linepithema humile* sind vergleichweise gut dokumentiert, sie machen 18 bzw 14 % aller Insektenstudien (n = 403) zu diesem Thema seit 1970 aus (KENIS et al. 2008). Insgesamt sind die ökologischen Auswirkungen gebietsfremder Insekten jedoch noch unzureichend untersucht.

Europäischer Überblick

Das kontinentale Europa spielt im Zusammenhang mit invasiven Ameisen weder als Herkunfts- noch als Empfängerland eine herausragende Rolle. Im Mittelmeergebiet und den Makaronesischen Inseln sind jedoch einige invasive Arten von Bedeutung. Im Rahmen des von der EU geförderten Projektes DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) wurde kürzlich der erstmalige Versuch unternommen ein Inventar der gebietsfremden Tier- und Pflanzenarten Europas zu erstellen (http://www.europe-aliens.org). Insgesamt 47 gebietsfremde Ameisenarten wurden dabei



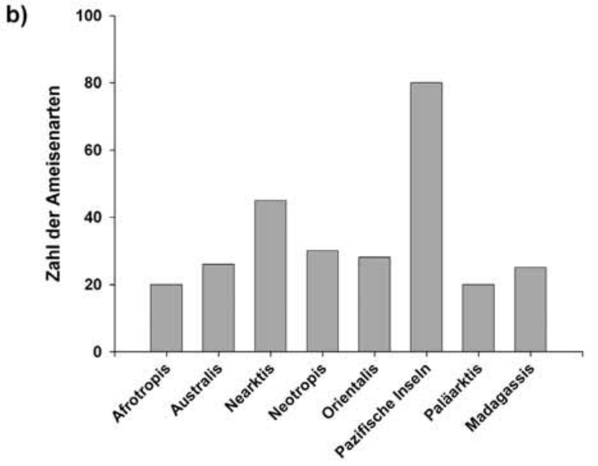


Abb. 2: (a) Herkunfts- und (b) Zielregionen gebietsfremder Ameisenarten in einem weltweiten Vergleich. Es wurden nur Verschleppungen außerhalb der biogeographischen Region berücksichtigt, d. h. nicht innerhalb einer Region. Verändert nach MCGLYNN (1999a).

für Europa festgestellt: Für 38 Arten liegt das Ursprungsgebiet außerhalb Europas, 7 Arten wurden innerhalb Europas verschleppt und für 2 Arten ist das Ursprungsgebiet unbekannt (DAISIE 2009).

… und in Österreich?

Die Liste der gebietsfremden Ameisenarten Österreichs ist kurz und enthält vorwiegend nicht frei lebende Arten, die nur in Gebäuden und Gewächshäusern vorkommen und vermutlich im Freiland nicht dauerhaft überleben können (Tabelle 5, sechs dieser Arten zeigen Abb. 3 c-d, g, 4 a, c, f-g). STEINER et al. (2003) berichten von den ersten gesicherten Freilandfunden von *Hypoponera punctatissima* (ROGER 1859) (Abb. 4a) von der Salzwiese in Wien, wo die Art unter durch Dekompostierungswärme begünstigten Bedingungen in einem Holzschnitzel-Haufen gefunden wurde. Frühere Angaben aus Niederösterreich wurden als Verwechslungen erkannt, jene aus dem Burgenland sind unbestätigt. Zur Unterscheidung von *Hypoponera schauinslandi* (EMERY 1899) und der möglichen Ausbreitung von *H. punctatissima* als Folge des Klimawandels seit den 1950er-Jahren siehe SEIFERT (2003). Ob die erst seit den 1970er-Jahren in Österreich nachgewiesene, aus dem ponto-mediterranen

Tabelle 4: Invasive Ameisenarten der Global Invasive Species Database (www.issg.org/database). Dort befinden sich auch umfangreiche Steckbriefe zu den genannten Arten. Stand: Oktober 2008. *tramp-Ameise, **Afrika wird in der Datenbank als Herkunftsgebiet angeführt, die Art stammt aber vermutlich aus dem tropischen Asien (WETTERER 2008a). ***Die geographischen Angaben werden alphabetisch und stark vereinfacht wiedergegeben, detailliertere Informationen inklusive Quellenangaben befinden sich in der Datenbank. Rot gefärbte Arten finden sich in der IUCN-Liste der „100 World's Worst Invaders" (www.issg.org/booklet.pdf). Fragezeichen bei den Angaben zur Herkunft und dem gebietsfremden Areal kennzeichnen den unsicheren Status der Arten (nicht der Vorkommen!) in diesem Gebiet.

Art	Unterfamilie	Herkunft	Gebietsfremdes Areal***
Acromyrmex octospinosus (REICH 1793)	Myrmicinae	Südamerika	Guadeloupe (Kleine Antillen)
Anoplolepis gracilipes (SMITH 1857)	Formicinae	Afrika (Subsahara) oder tropisches Asien	Asien (Indien), Australien (inkl. Weihnachtsinseln, Kokosinseln), Indopazifik (Hawai`i, Maskarenen, Mikronesien, Neukaledonien, Papua-Neuguinea, Polynesien, Salomonen, Seychellen, Sri Lanka, Vanuatu)
**Lasius neglectus* VAN LOON, BOOMSMA & ANDRÁSFALVY 1990	Formicinae	Kleinasien?	Belgien, Bulgarien, Deutschland, Frankreich, Georgien, Griechenland, Kirgisistan?, Italien, Iran?, Polen, Rumänien, Spanien (inkl. Kanarische Inseln) Usbekistan?, Ungarn
**Linepithema humile* (MAYR 1868)	Dolichoderinae	Südamerika	Afrika (Südafrika), Asien (VAE, Japan), Australien, Europa (Frankreich, Italien, Portugal, Spanien), Indopazifik (Hawai`i), Mittelamerika, Neuseeland, Karibik, Südamerika (Chile, Peru), U.S.A.
**Monomorium destructor* (JERDON 1851)	Myrmicinae	Afrika? Indien?	Asien (Japan, Malaysia, VAE), Australien, Indopazifik (Hawai`i, Madagaskar, Sri Lanka), Mittelamerika, Südamerika (Brasilien, Ecuador), U.S.A. (Florida)
**Monomorium pharaonis* (LINNAEUS 1758)	Myrmicinae	Afrika? Indien?	Asien (Japan, Saudi-Arabien), Australien, Europa, Indopazifik (Hawai`i, Madagaskar, Polynesien), Mittelamerika, Neuseeland, Südamerika (Ecuador)
Myrmica rubra (LINNAEUS 1758)	Myrmicinae	Europa	Kanada (Quebec), U.S.A. (Maine, Massachusetts, New York)
**Paratrechina longicornis* (LATREILLE 1802)	Formicinae	(Afrika) Tropen der Alten Welt**	Asien (Indien, Malaysia, Saudi-Arabien, Singapur), Australien, Europa (Frankreich, Malta, Portugal, Spanien), Indopazifik (Hawai`i, Madagaskar, Maskarenen, Neukaledonien, Polynesien), Karibik, Neuseeland, Mittelamerika, Südamerika (Brasilien, Ecuador), U.S.A.
**Pheidole megacephala* (FABRICIUS 1793)	Myrmicinae	Afrika (Subsahara)?	Asien (Philippinen), Australien, Indopazifik (Fiji, Hawai`i, Mikronesien, Neukaledonien, Polynesien, Reunion, Vanuatu), Karibik, Neuseeland
Solenopsis geminata (FABRICIUS 1804)	Myrmicinae	südliche USA bis nördliches Südamerika	Afrika (Liberia), Asien (China, Indien, Japan, Malaysia, Myanmar, Philippinen, Taiwan, VAE, Vietnam), Australien, Indopazifik (Fiji, Hawai`i, Indonesien, Micronesien, Neukaledonien, Papua-Neuguinea, Polynesien, Reunion, Solomonen, Sri Lanka), Karibik, Südamerika, U.S.A.
Solenopsis invicta BUREN 1972	Myrmicinae	Südamerika (Brasilien)	Asien (Hongkong, Malaysia, Singapur, Taiwan), Australien, Karibik, Neuseeland, U.S.A.
Solenopsis papuana EMERY 1900	Myrmicinae	Papua-Neuguinea	Hawai`i, Neuseeland
Solenopsis richteri FOREL 1909	Myrmicinae	Argentinien	U.S.A.
**Tapinoma melanocephalum* (FABRICIUS 1793)	Dolichoderinae	Unbekannt	Asien (Japan, Taiwan), Australien, Europa (Deutschland, Finnland, Großbritannien, Österreich, Russland, Schweiz, Spanien), Indopazifik (Fiji, Hawai`i, Madagaskar, Neukaledonien, Polynesien), Neuseeland, Mittelamerika, Südamerika, Nordamerika (Kanada, U.S.A.)
**Technomyrmex albipes* (SMITH 1861)	Dolichoderinae	Indopazifik	Afrika (Ghana, Madagaskar, Südafrika), Asien (China, Indien, Saudi-Arabien), Australien, Hawai`i, Karibik, Neuseeland, U.S.A.
**Wasmannia auropunctata* (ROGER 1863)	Myrmicinae	Mittel- und Südamerika	Afrika (Kamerun, Gabun), Australien, Indopazifik (Neukaledonien, Papua-Neuguinea, Polynesien, Solomonen, Tuvalu, Vanuatu, Hawai`i), U.S.A. (Florida)

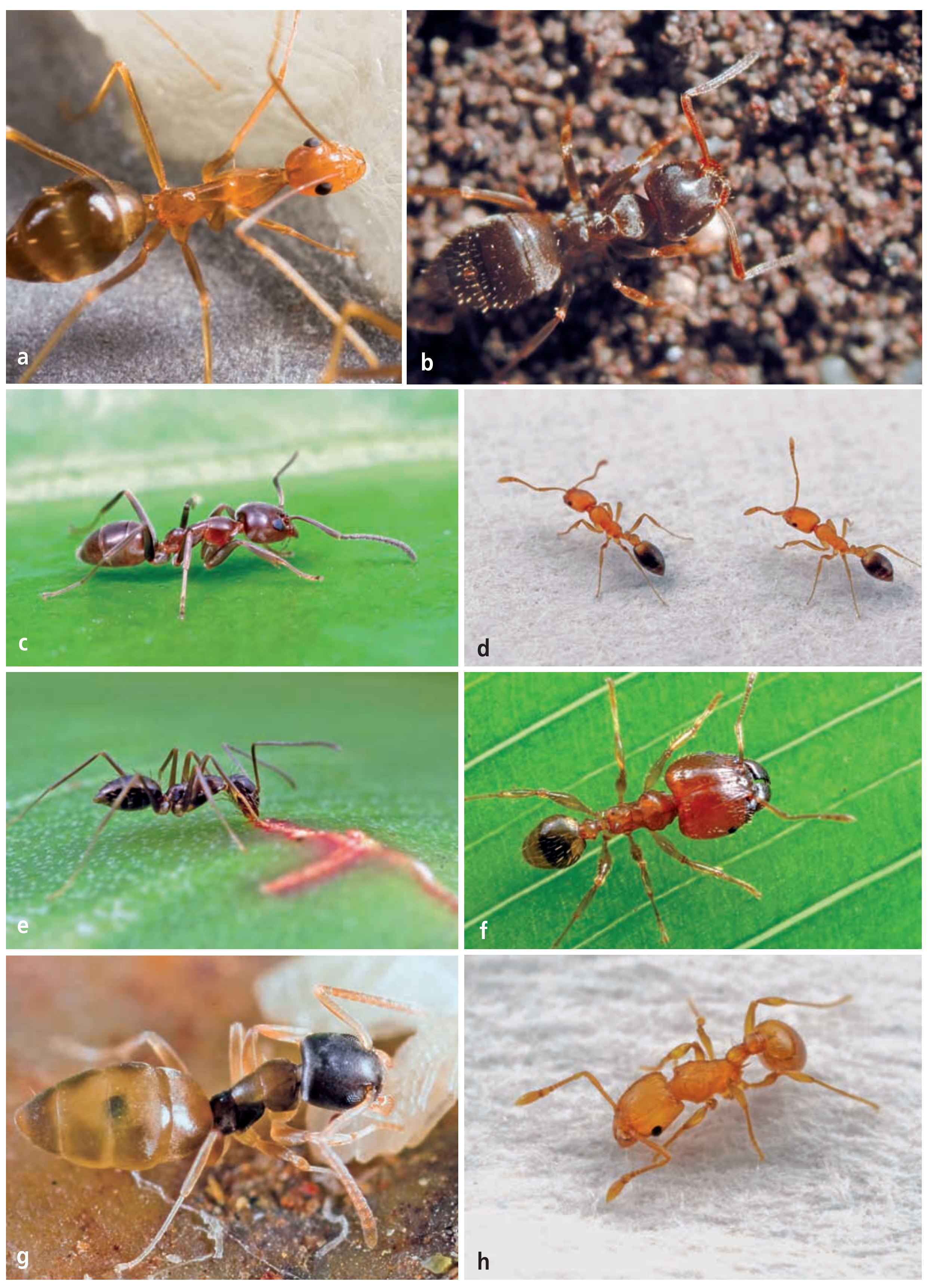


Abb. 3: (a) *Anoplolepis gracilipes* (Smith 1857), (b) *Lasius neglectus* Van Loon, Boomsma & Andrásfalvy 1990, (c) *Linepithema humile* (Mayr 1868), (d) *Monomorium pharaonis* (Linnaeus 1758), (e) *Paratrechina longicornis* (Latreille 1802), (f) *Pheidole megacephala* (Fabricius 1793), (g) *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius 1793), (h) *Wasmannia auropunctata* (Roger 1863). Fotos: Eli Sarnat (a, g), Birgit Schlick-Steiner & Florian Steiner (b), Alexander Wild (c, d, e, f, h).

Tabelle 5: Liste der gebietsfremden Ameisenarten in Österreich. Nach RABITSCH (2002), STEINER et al. (2002, 2003), Steiner in litt. *Aphaenogaster gibbosa* (LATREILLE 1798) wurde wegen vermutlicher Verwechslung nicht berücksichtigt. **Tetramorium bicarinatum* (NYLANDER 1846) wurde auch unter dem Synonym *Myrmica kollari* MAYR 1853 von Gustav Mayr aus einem Wiener Gewächshaus beschrieben. **als *Technomyrmex albipes* (SMITH 1861) bei STEINER et al. (2002, 2003). Bundesländerverbreitung in Österreich: B - Burgenland, W - Wien, N - Niederösterreich, O - Oberösterreich, St - Steiermark. Angaben in Klammern betreffen erloschene Vorkommen, Fragezeichen betreffen unsichere oder unbestätigte Angaben.

Unterfamilie	Art	Herkunft	Status in Österreich	Lebensräume	Bundesländer verbreitung in Österreich
Ponerinae	*Hypoponera punctatissima* (ROGER 1859)	Subtropen, Kosmopolit	lokal etabliert	Gewächshäuser, Gebäude, im Freiland	B?, W
Proceratiinae	*Proceratium melinum* (ROGER 1860)	Ponto-Mediterran	etabliert	Gärten im Stadtgebiet	B, N, O, St
Myrmicinae	*Crematogaster scutellaris* (OLIVIER 1792)	Mediterran	erloschen	trocken-warme Wälder	(W?, N, O)
Myrmicinae	*Monomorium monomorium* BOLTON 1987	Mediterran	erloschen?	unbekannt	(N)
Myrmicinae	*Monomorium pharaonis* (LINNAEUS 1758)	Afrika? Indien? Kosmopolit	etabliert	Gebäude	alle Bundesländer
Myrmicinae	*Tetramorium bicarinatum* (NYLANDER 1846)	Südostasien, Afrika?, Kosmopolit	erloschen?	Gewächshäuser	(W, N)
Myrmicinae	*Tetramorium insolens* (SMITH 1861)	Pazifische Region	etabliert	Gewächshäuser	W
Dolichoderinae	*Linepithema humile* (MAYR 1868)	Südamerika	unbeständig?	Gewächshäuser	W, N
Dolichoderinae	*Linepithema leucomelas* (EMERY 1894)	Südamerika	etabliert	Gewächshäuser	W
Dolichoderinae	*Tapinoma melanocephalum* (FABRICIUS 1793)	Unbekannt	etabliert?	Gebäude	W
Dolichoderinae	**Technomyrmex vitiensis* MANN 1921	Indopazifik	etabliert	Gewächshäuser	W

Raum stammende, *Proceratium melinum* (ROGER 1860) durch indirekte anthropogene Unterstützung ihr Areal nach Österreich erweitern konnte oder bisher nur übersehen wurde ist kaum eindeutig zu beantworten. Alle bisher bekannten Nachweise stammen jedenfalls aus Gärten im Stadt- und Ortsgebiet und die Art ist trotz der versteckten Lebensweise leicht kenntlich. Hier wird DIETRICH (2004) gefolgt, der die Art als etablierte, gebietsfremde Art für Österreich klassifiziert. Die Vorkommen der aus dem Mittelmeergebiet stammenden *Crematogaster scutellaris* (OLIVIER 1792) in Österreich gelten aktuell als erloschen, eine Wiedereinschleppung wie kürzlich im Südwesten Deutschlands beobachtet und auch für Wien beschrieben (HELLER G. 2004) ist aber jederzeit denkbar. *Monomorium monomorium* BOLTON 1987 ist nur durch einen historischen Beleg aus Rekawinkel (02.04.1914, leg. Ruschka, NHMW) ohne weitere Informationen belegt (STEINER et al. 2002, Steiner in litt.).

Auswirkungen gebietsfremder Ameisen

Ameisen haben eine überragende Bedeutung für terrestrische Ökosysteme. Sie sind Räuber und Beute, sie beschleunigen Nährstoffkreisläufe und durchlüften den Boden, und sie stehen mit vielen anderen Organismen in unterschiedlicher Beziehung (z. B. Pflanzenläuse, Schmetterlinge) (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). So wird verständlich, dass Änderungen der Ameisenzönosen erheblichen Einfluss auf Ökosysteme haben können.

Direkte Auswirkungen auf andere Arten

Invasive Arten stehen mit heimischen Arten in Konkurrenz um Ressourcen. Die Auswirkungen auf heimische Ameisenarten zeigen sich vor allem in einer Verringerung der Abundanz (z. B. PORTER & SAVIGNANO 1990, HUMAN & GORDON 1996, 1997, HOFFMANN et al. 1999, TOUYAMA et al. 2003, CARPINTERO et al. 2005, LACH 2005, WALTERS 2006, ROWLES & O'DOWD 2007, CARPINTERO & REYES-LÓPEZ 2008, HOFFMANN & PARR 2008, LACH & THOMAS 2008), wobei verschiedene Arten unterschiedlich stark betroffen sind. Während hypogäische Arten vergleichsweise resistent gegen Invasoren erscheinen (z. B. WARD 1987, HOFFMANN et al. 1999), haben epigäische und arboreale Arten ein höheres Risiko (z. B. SANDERS et al. 2001, TARTALLY 2006). Die Mechanismen hinter dieser Überlegenheit sind vielfach unklar, jedenfalls multifaktoriell und artspezifisch (MORRISON 2000, HOLWAY et al. 2002, REITZ & TRUMBLE 2002, DEJEAN et al. 2007). Es gibt aber auch Belege für interspezifische Aggression (z. B. Nestraub) zwischen gebietsfremden und heimischen Arten (ZEE & HOLWAY 2006).

Aber auch andere Organismen sind betroffen. HOLWAY et al. (2002) geben einen umfassenden Überblick über die Auswirkungen auf bodenbrütende Vögel, Amphibien und Reptilien, Säugetiere, und Wirbellose (Landkrabben, Schnecken, Spinnentiere, Insekten). Aktuelle Arbeiten zeigen z. B. negative Auswirkungen von *S. invicta* auf Salamanderarten (TODD et al. 2008) und von *Anoplolepis gracilipes* auf endemische Vogelarten (DAVIS et al. 2008). Der Erfolg von *P. megacephala* in Mexico wird u. a. mit der höheren Effektivität (im Vergleich zu 13 heimischen Arten) beim Erbeuten von Termiten erklärt (DEJEAN et al. 2007).

Indirekte Auswirkungen auf Ökosystemleistungen

Indirekte Auswirkungen betreffen zum Beispiel Interaktionen zwischen invasiven Ameisen und Pflanzen bzw. anderen Insekten, besonders Pflanzenläusen. Viele invasive Ameisenarten betreuen phloemsaugende Blattläuse und Schildläuse und verteidigen sie gegen Feinde. Als Gegenleistung nutzen sie den kohlenhydratreichen Honigtau den Pflanzenläuse abgeben. Und invasive Ameisen verteidigen die Pflanzen vor Herbivoren. Dies gilt zwar auch für heimische Ameisen-Pflanzenlaus- und Ameisen-Pflanzen-Interaktionen, allerdings sind invasive Ameisenarten besonders erfolgreiche „Viehzüchter" und verdrängen so heimische Ameisenarten, Pflanzenlausprädatoren und Herbivore (HOLWAY et al. 2002, LACH 2003, 2005, NESS & BRONSTEIN 2004, KAPLAN & EUBANKS 2005, GROVER et al. 2007, STYRSKY & EUBANKS 2007, NYGARD et al. 2008, OLIVER et al. 2008). Diese Art der Monopolisierung von Ressourcen findet man auch bei anderen erfolgreichen invasiven Organismen. Vermehrtes Pflanzenlaus"tending" führt jedenfalls zu einer Abundanzerhöhung beider Partner und kann positive und negative Auswirkungen für die Pflanzen haben, z. B. effektiverer Schutz vor Herbivoren (WAY et al. 1999), aber auch erhöhte Anfälligkeit für Infektionen und Pilze (siehe auch historische Ameisenplagen weiter unten).

Negative Auswirkungen auf Bestäuber sind von großer Bedeutung für Phytozönosen. *Linepithema humile* besucht extraflorale Nektarien der Infloreszenzen der Proteaceae *Leucospermum conocarpodendron* häufiger als heimische Ameisenarten und verursachte einen Rückgang der Blütenbesuche durch heimische Honigbienen (*Apis mellifera capensis*) um 75 % (LACH 2008). Eine Entkopplung bestehender Interaktionen durch invasive Ameisenarten ist auch für obligate Ameisen-Bläulings-Beziehungen zu vermuten (z. B. KOH et al. 2004), bisher allerdings noch kaum untersucht (vgl. FIEDLER 2006). Eine weitere, sehr bedeutende Interaktion ist die Ausbreitung von Pflanzensamen durch Ameisen (Myrmecochorie, vgl. MAYER 2009 in diesem Band). Viele Pflanzen (rund 3000 Arten weltweit) besitzen so genannte Elaiosomen (nährstoffreiche Samenanhangsorgane), die von Ameisen vertragen werden. Invasive Arten fressen zwar die Elaiosomen, breiten die Samen aber nicht effektiv aus, wodurch es zu einer Entkopplung der Pflanzenausbreitung kommt (BOND & SLINGSBY 1984, CHRISTIAN 2001, ZETTLER et al. 2001, GÓMEZ & OLIVERAS 2003, NESS & BRONSTEIN 2004, OLIVERAS et al. 2007). Auch Veränderungen der Bodenchemie, Nährstoffverfügbarkeit, Streuabbau und Erosion werden vielfach vermutet, sind aber bisher nur für *S. invicta* belegt (LAFLEUR et al. 2005).

Gesundheitliche und ökonomische Auswirkungen

Nicht wenige Ameisenarten gelten als Haushaltsschädlinge. Auch heimische Arten wissen mitunter ein festes Dach über dem Kopf und freie Kost zu schätzen und besiedeln dauerhaft oder unregelmäßig vom Menschen bewohnte Gebäude. Neben den nicht unerheblichen Kosten durch (häufig mehrmalige) Bekämpfungsmaßnahmen können Ameisen (wie alles „Ungeziefer") auch zu einer subjektiven Herabsetzung der Lebensqualität der Betroffenen führen. Von besonderer Bedeutung werden „indoor"-Ameisen aber wenn sie Krankenhäuser besiedeln und auf ihrer Nahrungssuche infektiöse Erreger verschleppen, wie z. B. *Monomorium pharaonis* (LINNAEUS 1758). In landwirtschaftlich genutzten Flächen kann die Förderung von Pflanzenläusen durch invasive Ameisen negative Auswirkungen auf Pflanzenvitalität und damit den Ertrag haben, seltener verursachen Ameisen direkten Schaden als Pflanzenfresser. Allergische Reaktionen auf den Stich von Ameisen (besonders der Feuerameise *S. invicta*) führen gelegentlich zu Todesfällen bei Mensch und Vieh (TSCHINKEL 2006). Die wirtschaftlichen Schäden durch Ertragsverlust, Bekämpfungsmaßnahmen und medizinische Kosten durch Feuerameisen werden in den USA auf jährlich eine Milliarde Dollar geschätzt (PIMENTEL et al. 2000).

Invasionsökologische Muster

Im Folgenden werden einige invasionsökologische „Daumenregeln" vorgestellt und auf ihre Gültigkeit für Ameisen untersucht.

Die Bedeutung von Arteigenschaften

In zahlreichen Publikationen wurde für verschiedene Tier- und Pflanzengruppen versucht invasionsfördernde Arteigenschaften zu erkennen. Bei manchen Gruppen sind die Ergebnisse vielversprechend (z. B. Pinaceae - RICHARDSON & REJMÁNEK 2004, PYŠEK & RICHARDSON 2007), bei anderen überwiegen Ausnahmen die Regel und Prognosen sind kaum möglich. Auch bei

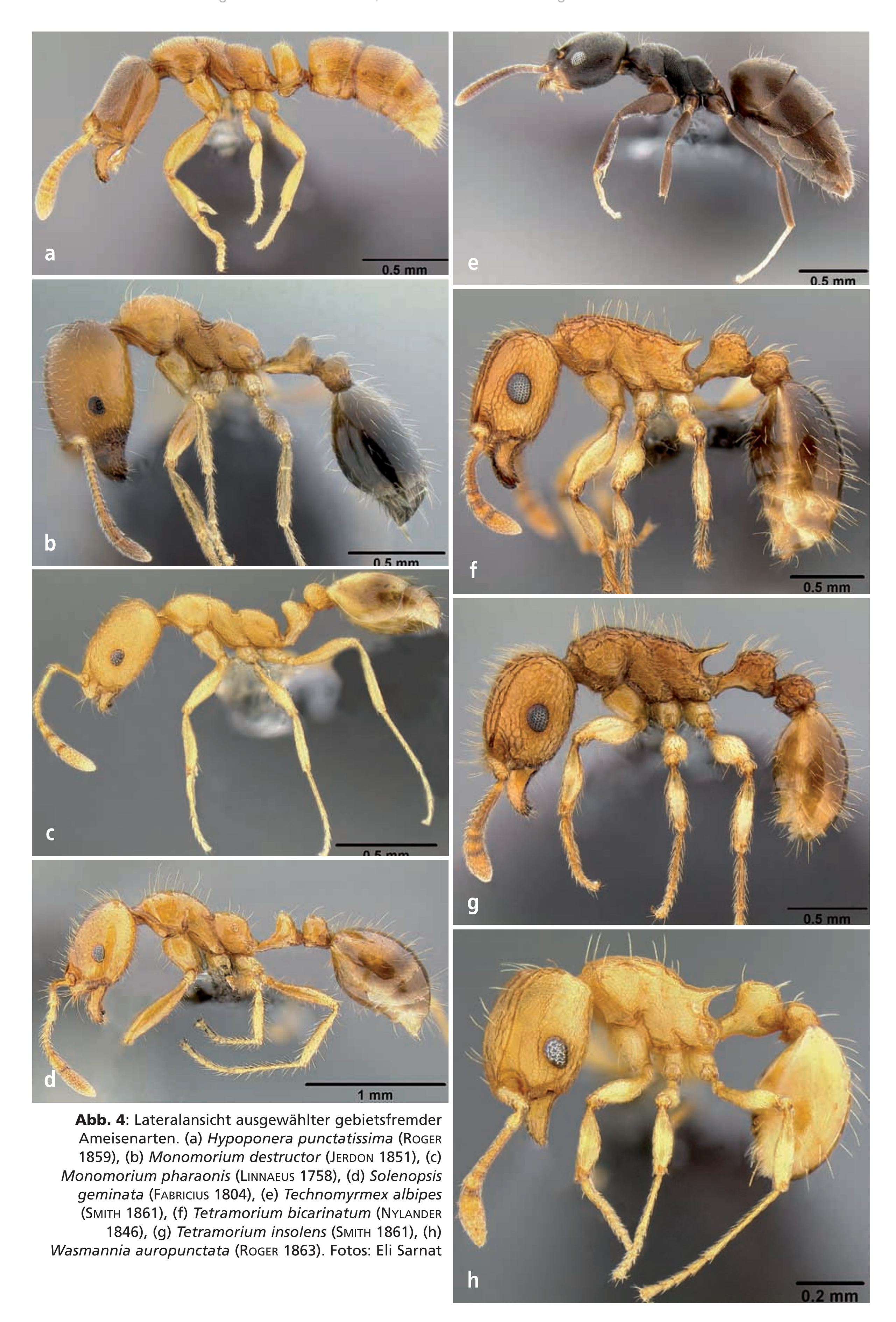


Abb. 4: Lateralansicht ausgewählter gebietsfremder Ameisenarten. (a) *Hypoponera punctatissima* (ROGER 1859), (b) *Monomorium destructor* (JERDON 1851), (c) *Monomorium pharaonis* (LINNAEUS 1758), (d) *Solenopsis geminata* (FABRICIUS 1804), (e) *Technomyrmex albipes* (SMITH 1861), (f) *Tetramorium bicarinatum* (NYLANDER 1846), (g) *Tetramorium insolens* (SMITH 1861), (h) *Wasmannia auropunctata* (ROGER 1863). Fotos: Eli Sarnat

Ameisen sind allgemeine Aussagen über den zukünftigen Invasionserfolg schwierig. Einzig die Eigenschaften der tramp-Ameisen (Tabelle 1), insbesondere die Bildung von Superkolonien, sind bei invasiven Arten offenbar überrepräsentiert (HOLWAY et al. 2002).

Die Bedeutung der Herkunft

Die Wahrscheinlichkeit einer Etablierung steigt mit der geographischen Nähe zum Ursprungsgebiet. Rund 60 % der gebietsfremden Ameisenarten Neuseelands stammen aus Australien (WARD D.F. 2005) und auch die Argentinische Ameise wurde vermutlich von Australien nach Neuseeland verschleppt (CORIN et al. 2007). Gebietsfremde Arten aus klimatisch ähnlichen Gebieten haben eine höhere Wahrscheinlichkeit sich zu etablieren. Die Argentinische Ameise stammt aus den subtropischen und mild-temperaten Teilen Südamerikas und ist besonders erfolgreich in mediterranen Klimaten, während die Art in tropischen und kühl-temperaten Teilen der Welt weitgehend fehlt (SUAREZ et al. 2001, ROURA-PASCUAL et al. 2004). Auf Hawai'i besiedelt sie mittlere und größere Höhenstufen (bis 2850 m) und fehlt in den tropischen Tieflagen (REIMER 1994, WETTERER et al. 1998). In weiten Teilen Mitteleuropas kann sie nur lokal an thermisch begünstigten Standorten (z. B. Kompostanlagen) oder in Gebäuden (Glashäuser) überleben.

Die Bedeutung von Störungen

Natürliche und anthropogene Störungen fördern Invasionen durch Ressourcenfreisetzung. Invasive gebietsfremde Arten sind häufig opportunistisch und in der Lage frei werdende Ressourcen rasch zu nutzen. *Solenopsis invicta* und *Linepithema humile* leben in ihrem Ursprungsgebiet in Flussnähe, also in dynamischen Habitaten, die regelmäßigen Veränderungen durch Überschwemmungen unterworfen sind, und eine Prä-Adaptation beider Arten ephemere Habitate rasch zu besiedeln ist zu vermuten. SUAREZ et al. (1998) haben festgestellt, dass der Einfluss von *L. humile* auf heimische Ameisenarten in fragmentierten Lebensräumen größer ist als in unfragmentierten. Bei *S. invicta* wurde eine Abundanzerhöhung mit steigender Nutzungsintensivierung an Waldstandorten festgestellt (TODD et al. 2008). Allgemein lässt sich feststellen, dass anthropogen geschaffene bzw. geprägte Standorte in besonders hohem Maße von gebietsfremden Ameisen erfolgreich kolonisiert werden.

Biologische Invasionen auf Inseln

Inseln sind aus mehreren Gründen besonders von biologischen Invasionen betroffen (Tabelle 3). Dies gilt uneingeschränkt auch für invasive Ameisen. Es ist zu vermuten, dass viele (wenngleich nicht alle) ozeanischen Inseln (das sind - im Gegensatz zu kontinentalen Inseln - jene, die niemals in ihrer Genese mit dem Festland verbunden waren) keine ursprüngliche Ameisenfauna aufweisen (z. B. Hawai'i). Auch aktuell gibt es Inseln auf denen keine Ameisen vorkommen, z. B. die Falkland-Inseln und Südgeorgien im südlichen Atlantik, während sogar von Tristan de Cunha („the remotest island in the world") eine (verschleppte) Art bekannt ist: die mediterran-makaronesische *Hypoponera eduardi* (FOREL 1894) (WETTERER et al. 2007).

Etablierung und Invasivität – Viel hilft viel, …,

Nur ein kleiner Teil der verschleppten Arten ist in der Lage im neuen Gebiet dauerhafte, reproduzierende Populationen aufzubauen. Am Beginn jeder Invasion sind die Populationen klein und unterliegen stochastischen und dynamischen Effekten (z. B. Gründereffekt, Allee-Effekt). Klimatische und biologische Rahmenbedingungen müssen eine dauerhafte Besiedlung und einen Populationszuwachs erlauben. Zu diesem Zeitpunkt ist eine Bekämpfung am aussichtsreichsten. Beginnt sich die etablierte Population auszubreiten, ist eine Bekämpfung meist nur mehr lokal oder gar nicht mehr möglich. Nachdem nicht-etablierte Arten selten dokumentiert werden, sind kaum Aussagen über die Gründe des Misserfolges möglich. Die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Etablierung steigt mit der Zahl der verschleppten Ausbreitungseinheiten (propagule pressure) (LOCKWOOD et al. 2005, SUAREZ et al. 2005, MIKHEYEV et al. 2008). Auch die Zahl der mitverschleppten Arbeiterinnen kann von entscheidender Bedeutung für den Erfolg sein. HEE et al. (2000) untersuchten „Schwellenwerte" für eine erfolgreiche Kolonieentwicklung bei *L. humile* im Labor. Königinnen ohne Arbeiterinnen überlebten nicht, aber bereits kleinste Kolonien mit 10 Arbeiterinnen waren in der Lage sich zu etablieren und weiter zu vergrößern. Die Größe der Kolonie ist auch für den Erfolg entscheidend, wenn es zur Konkurrenz mit anderen Arten kommt. Kleine Kolonien von *L. humile* wurden in Laborexperimenten von einer dominanten, heimischen Ameisenart zurückgedrängt (WALTERS & MACKAY 2005).

Andere mögliche Gründe für den Erfolg gebietsfremder Arten sind z. B. verringerter Feinddruck („enemy-release-Hypothese", PORTER et al. 1997), geringere Körpergröße (MCGLYNN 1999b), Förderung durch Bildung neuer Interaktionen, besonders mit Pflanzenläusen (z. B. O'DOWD ET AL. 2003, ABBOTT & GREEN 2007, LACH 2007). Sowohl Eigenschaften der Art als auch des Lebensraumes sind somit für den Invasionserfolg verantwortlich. Eine Meta-Analyse verschiedener Faktoren in verschiedenen Organismengruppen hat aber gezeigt, dass keine generelle Kongruenz der Faktoren besteht und jede Invasion situationsbezogen zu bewerten ist

(HAYES & BARRY 2008). Auch die Frage, durch welche Faktoren eine Art im neuen Gebiet invasiv wird oder ob artenreiche Lebensräume resistenter gegenüber Invasionen sind oder nicht („diversity-stability-Hypothese"), ist art- und situationsbedingt zu beantworten und in keinem Fall einfach und offensichtlich (vgl. auch KRUSHELNYCKY & GILLESPIE 2008).

Die Invasions-Kernschmelze oder der „point-of-no-return"

SIMBERLOFF & VON HOLLE (1999) formulierten die „invasional meltdown"-Hypothese, nach der positive Interaktionen zwischen gebietsfremden Arten zu einer gegenseitigen Förderung führen können, die „schneeballartig" ganze Ökosysteme verändern (siehe auch SIMBERLOFF 2006). Solche Effekte wurden in der Folge mehrfach für Interaktionen auf der Artebene beschrieben: Nach MORRISON (2000) wird für den Erfolg von *S. invicta* im Südosten der USA unter anderem eine vorangegangene Simplifizierung der Artengemeinschaft durch andere invasive Arten (vor allem *L. humile* und *S. richteri*) vermutet. HELMS & VINSON (2003) berichten von einer gegenseitigen Förderung von *S. invicta* und der invasiven, aus Asien eingeschleppten Wolllaus *Antonina graminis* (Pseudococcidae) im Südosten der USA. Positive direkte und indirekte Interaktionen wurden auch für *P. megacephala*, einer Schildlaus (*Coccus viridis*) und deren Wirtspflanze (*Pluchea indica*) festgestellt (BACH 1991). OLIVER et al. (2008) haben in Laborversuchen mit *Technomyrmex albipes* (Abb. 4e) einen „Schwellenabundanzwert" ermittelt, der überwunden werden muss, bevor es durch positive Rückkopplung zu einem rasanten Abundanzanstieg der invasiven Art kommt. Eine Förderung bestimmter „Unkraut"arten als Folge der Bewachung vor Herbivoren (im Austausch gegen Kohlenhydrate aus extrafloralen Nektarien) wurde durch *P. megacephala* in Australien festgestellt (HOFFMANN et al. 1999). Als eines der besten Beispiele für Auswirkungen auf ökosystemarer Ebene gilt die Invasion von *A. gracilipes* auf den Weihnachtsinseln (siehe unten).

Historische Ameisenplagen

Historische Quellen berichten von wirtschaftlich bedeutsamen Ameisenplagen in der Karibik im 16. und 18. Jahrhundert, die vermutlich (zumindest teilweise) auf gebietsfremde Arten zurückzuführen sind. Es ist allerdings umstritten welche Arten diese Plagen ausgelöst haben. WILSON (2005) vermutet, dass es sich bei der Ameisenplage um 1760 auf den Kleinen Antillen um die gebietsfremde *P. megacephala* gehandelt haben könnte. Auch bei der Ameisenplage 1518 auf Hispaniola (westlich von Kuba) war möglicherweise eine gebietsfremde Art beteiligt. Nach WILSON (2005) wurden mit dem Import von Kochbananen von den Kanarischen Inseln im Jahr 1516 Pflanzenläuse verschleppt, die in der Folge von der heimischen *Solenopsis geminata* (FABRICIUS 1804) (Abb. 4d) als Honigtau-Quelle entdeckt und verteidigt wurden, sodass die Ameise größere Kolonien aufbauen konnte und schließlich durch ihre Stiche den Menschen zur Plage wurde. WETTERER (2006, 2007) untersuchte Ameisenplagen auf den Bermudas im 17. und 19. Jahrhundert und vermutet für den zweiten Zeitraum eine Invasion durch *Paratrechina pubens* (FOREL 1893).

Ameisen-Superkolonien

Eine Besonderheit einiger invasiver Ameisen ist die Bildung ausgedehnter Superkolonien im neuen Areal. *Linepithema humile* bildet zwar auch im Ursprungsgebiet in Südamerika Superkolonien deren Mitglieder nicht oder kaum verwandt sind, aber diese Kolonien bleiben vergleichsweise klein (PEDERSEN et al. 2006). Die Superkolonie von *L. humile* im Mittelmeergebiet erstreckt sich hingegen von Portugal bis Italien (mit Vorkommen in Madeira und den Azoren, zusammen auch als Metakolonie bezeichnet) sowie einer kleineren katalonischen Superkolonie im östlichen Spanien (GIRAUD et al. 2002, WETTERER & WETTERER 2006). Vermutlich stammen die Festlandvorkommen von verschleppten Tieren aus Madeira (WETTERER & WETTERER 2006). Die Besonderheit der Superkolonien ist die fehlende Aggressivität zwischen den Nestern einer Superkolonie, die sogar zum Austausch von Arbeiterinnen und Königinnen zwischen den Nestern führt (in Kalifornien: HOLWAY et al. 1998, TSUTSUI et al. 2000, TSUTSUI & CASE 2001; im Mittelmeergebiet: GIRAUD et al. 2002; in Hawai'i: KRUSHELNYCKY et al. 2005; in Australien: BJÖRKMAN-CHISWELL et al. 2008). Dadurch erreicht die Art im neuen Areal besonders große Häufigkeiten, dominiert lokale Ameisenartengemeinschaften und kann nun nicht mehr benötigte Ressourcen zur Verteidigung der Kolonie gegen Artgenossinnen für andere Belange nutzen, z. B. zur Nahrungsbeschaffung (HOLWAY et al. 1998). Die Superkolonie von *A. gracilipes* auf den Weihnachtsinseln erreicht die höchste jemals für Ameisen festgestellt Abundanz von über 2.000 Ameisen pro m^2 (ABBOTT 2005).

Bei der „Nah-Ausbreitung" durch Bildung von Tochternestern sind die zurückgelegten Distanzen gering und betragen z. B. 37-402 $m.a^{-1}$ für *Anoplolepis gracilipes*, 10-40 $m.a^{-1}$ für *Solenopsis invicta*, 15-270 $m.a^{-1}$ für *Linepithema humile* und rund 15 $m.a^{-1}$ für *Pheidole megacephala* (vgl. HOLWAY et al. 2002) bzw. 1-134 $m.a^{-1}$ für *Lasius neglectus* (ESPADALER et al. 2007). Für eine „Fern-Ausbreitung" (jump dispersal) sind anthropogene Translokationen notwendig (z. B. SUAREZ et al. 2001), sofern nicht geflügelte Weibchen gebildet werden, die Hochzeitsflüge zur Koloniegründung unternehmen und so mehrere Kilometer zurücklegen können (z. B. *Solenopsis geminata*, *S. invicta*-monogyne Form).

Die evolutionäre Entstehung dieser Superkolonien gilt als Paradoxon (Steiner et al. in Vorb.) und wird kontrovers diskutiert, nicht zuletzt, da das soziale Zusammenleben kaum verwandter Individuen der gängigen Theorie der Verwandtenselektion widerspricht (z. B. TSUTSUI & SUAREZ 2003). Eine Hypothese vermutet, dass als Folge eines genetischen Flaschenhalses während der Etablierung im neuen Areal (üblicherweise werden Populationen im neuen Areal nur durch wenige Individuen begründet) die genetische Vielfalt erniedrigt ist (Gründereffekt). Somit „begegnen" sich nur nahe verwandte Individuen, auch wenn sie - nach der Ausbreitung - mitunter weit voneinander entfernt leben und zeigen kein aggressives Verhalten (TSUTSUI et al. 2000, 2003, TSUTSUI & CASE 2001). Bei der Superkolonie im Mittelmeer konnten Individuen von *L. humile* problemlos aus Italien in Kolonien aus Spanien und Portugal versetzt werden, ohne dass aggressives, territoriales Verhalten beobachtet wurde (GIRAUD et al. 2002).

Nach TSUTSUI et al. (2000) hat *L. humile* in Kalifornien rund die Hälfte der Allele verloren und die Heterozygosität lag um rund 60 % unter der südamerikanischer Populationen. Nach GIRAUD et al. (2002) ist der Verlust an genetischer Vielfalt jedoch für die Mittelmeer-Superkolonie weniger stark und betrifft kaum neutrale Allele, weswegen der Verlust an Aggressivität nicht einem Gründereffekt, sondern dem Verlust bestimmter Allele durch natürliche Selektion zugeschrieben werden kann, die für die Erkennung von Nestgenossinnen verantwortlich sind. Diese Hypothese wird durch die Entdeckung von Superkolonien im Ursprungsgebiet unterstützt (HELLER N.E. 2004, PEDERSEN et al. 2006). Eine andere Hypothese zur Entstehung von Superkolonien betont den Selektionsvorteil durch Vermeidung der Kosten aggressiven Verhaltens (vgl. STEINER et al. 2007, in Vorb. für eine ausführliche Diskussion). CREMER et al. (2008) vermuten für die Entstehung von Superkolonien bei *L. neglectus* einen mehrstufigen Prozess: fakultative Begattung im Nest, Adoption befruchteter Weibchen und Kolonieteilung durch Nestteilung (budding) führen zunächst zu erweiterten Familienverbänden. Mit der Reduktion der Variabilität der kutikularen Kohlenwasserstoffmuster bei den Mitgliedern in diesen Verbänden verringert sich deren Aggressivität und ermöglicht so die Ausbildung von Superkolonien.

Beispiele gebietsfremder Arten

Ausführliche Steckbriefe zu diesen und weiteren gebietsfremden Arten mit weiterführender Literatur befinden sich auf den Internet-Seiten der „invasive species specialist group" (http://www.issg.org/database/species), der Neuseeländischen Umweltforschungseinrichtung Manaaki Whenua – Landcare Research (http://www.landcareresearch.co.nz/research/biocons/invertebrates/ants/invasive_ants) und dem interaktiven Bestimmungsschlüssel PIAkey (Pacific Invasive Ant key) (http://www.lucidcentral.org/keys/v3/PIAkey/index.html).

Anoplolepis gracilipes (SMITH 1857) [Yellow Crazy Ant, Abb. 3a]

Anoplolepis gracilipes stammt aus Afrika oder Asien und wurde in zahlreiche tropische und subtropische Gebiete verschleppt, wo sie durch hohe Abundanzen negative Auswirkungen auf einheimische Arten verursacht (z. B. Seychellen - HILL et al. 2003). Besonders gut untersucht ist die Invasion der zu Australien gehörenden Weihnachtsinseln. Seit den 1990er-Jahren hat die Art in rasantem Tempo über 30 % des ca. 10.000 ha großen Regenwaldes auf den Weihnachtsinseln besiedelt, nachdem sie viele Jahrzehnte unauffällig geblieben war. Der Auslöser für die plötzliche Zunahme wird in einer positiven Interaktion mit einer eingeschleppten Schildlaus vermutet (ABBOTT & GREEN 2007, vgl. auch O'DOWD et al. 2003). 34 unterschiedliche Superkolonien, die Flächen zwischen 0,9 und 787 ha besiedeln, wurden festgestellt, wobei die Grenzen naturgemäß schwanken. *Anoplolepis gracilipes* dezimiert die endemischen Landkrabben *Gecarcoidea natalis*, die sich vor allem von Samen im Unterwuchs ernähren (ABBOTT 2006). Mit dem Rückgang der Krabben kommen mehr Pflanzen zur Entwicklung und es folgen kaskadenartige Effekte: Aufkommen einer Strauchschicht, Veränderung des Lichtregimes, strukturelle Änderung des Ökosystems, verringerter Streuabbau, Absterben von Baumarten (O'DOWD et al. 2003).

Lasius neglectus VAN LOON, BOOMSMA & ANDRÁSFALVY 1990 [Garden Ant, Abb. 3b]

Lasius neglectus wurde erst kürzlich nach Tieren aus Budapest beschrieben, wo sie seit Anfang der 1970er-Jahre bekannt war (VAN LOON et al. 1990). Bislang ist sie verstreut aus Europa, dem mittleren Osten und aus Zentralasien (Kirgisistan) bekannt geworden (Abb. 5), eine weitere Ausbreitung ist zu erwarten, insbesondere durch ihre Fähigkeit den europäischen Winter im Freiland zu überdauern (SEIFERT 2000, SCHULTZ & SEIFERT 2005, ESPADALER et al. 2007). Die Art stammt möglicherweise aus Kleinasien, wo sie in trockenen Steppenhabitaten lebt (SEIFERT 2000), mit Sicherheit ist ihre Herkunft aber noch nicht bekannt (CREMER et al. 2008). Die Verschleppung erfolgt wahrscheinlich mit Garten- und Zierpflanzenerde. Gemeinsam mit *L. neglectus* wurde vermutlich die mediterran verbreitete Assel *Platyarthrus schoblii* BUDDE-LUND 1885 nach Ungarn verschleppt (TARTALLY et al. 2004, Abb. 6). *Lasius neglectus* kommt außerhalb des vermuteten natürlichen

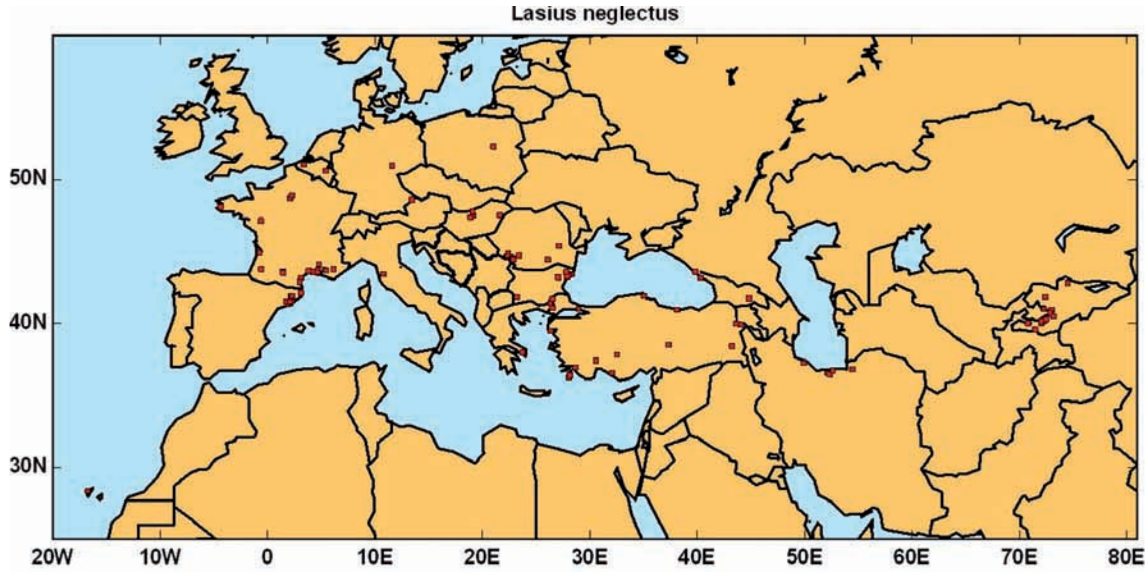


Abb. 5: Bekannte Vorkommen von *Lasius neglectus* in Europa (n = 108, Stand: Oktober 2008) (nach ESPADALER & BERNAL 2008).

Vorkommensgebietes an anthropogen gestörten, urbanen Standorten vor, an stark befahrenen, versiegelten Flächen, Parks und Gärten und in Gebäuden. Eine Gemeinsamkeit der Fundorte ist die Nähe von Bäumen, deren Blattläuse die überwiegende Nahrungsgrundlage für die Art liefern (Honigtau). *Lasius neglectus* verdrängt andere Ameisenarten und Arthropoden (ausgenommen Blattläuse) und verursacht Schäden an elektrischen Anlagen in Gebäuden (TARTALLY 2000, 2006, ESPADALER & BERNAL 2008).

Sie gilt als tramp-Ameise mit den charakteristischen Eigenschaften (Tabelle 1). *Lasius neglectus* verhält sich aggressiv gegen andere *Lasius*-Arten der näheren Verwandtschaft (*L. brunneus*-Gruppe) (z. B. gegen *L. austriacus*, STEINER et al. 2004; gegen *L. grandis*, *L. emarginatus*, *L. cinereus*, CREMER et al. 2006). Eine vergleichende genetische, chemische (kutikulare Kohlenwasserstoffe) und ethologische (intraspezifische Aggressionstests) Analyse zeigte das Vorliegen einer Superkolonie mit zwei genetischen Clustern (Belgien-Frankreich sowie Ungarn), und einer zweiten kleineren Superkolonie in der Türkei. Aggressive Interaktionen waren umso niedriger je geographisch näher, genetisch verwandter und chemisch ähnlicher die Vorkommen waren (UGELVIG et al. 2008).



Abb. 6: Die Assel *Platyarthrus schoblii* BUDDE-LUND 1885 lebt als Kommensale in den Nestern verschiedener Ameisengattungen und wurde vermutlich gemeinsam mit *Lasius neglectus* verschleppt. Foto: B.C. Schlick-Steiner & F.M. Steiner.

Linepithema humile (MAYR 1868) [Argentine Ant, Abb. 3c]

Die Argentinische Ameise stammt aus Südamerika, vermutlich aus dem Einzugsgebiet des Paraná im südlichen Brasilien und nordöstlichen Argentinien (TSUTSUI et al. 2001, WILD 2004), und wurde vom österreichischen Myrmekologen Gustav Mayr (1830-1908) nach Material aus Argentinien (Buenos Aires) beschrieben (Abb. 7). Sie wurde mit Ende des 19. Jahrhunderts vermutlich mit Schiffen in fast alle Kontinente verschleppt (SUAREZ et al. 2001, Wetterer in Vorb.), wo sie besonders in mediterranen Klimaten, aber auch auf vielen Inseln vorkommt. Sie gilt als Kulturfolger und lebt vor allem in der Nähe des Menschen in Häusern, Gärten, Gärtnereien und anderen vom Menschen veränderten Lebensräumen, kommt aber auch in naturnahen Lebensräumen vor (z. B. Matorral in Chile, Fynbos in Südafrika, Küstenhabitate in Kalifornien, Japan und im Mittelmeer, Auwälder in Kalifornien, Eichen- und Föhrenwälder in Portugal und subalpine Strauchgesellschaften auf Hawai'i; z. B. BOND & SLINGSBY 1984, WARD 1987, HUMAN & GORDON 1996, VEGA & RUST 2001, KRUSHELNYCKY et al. 2005, HELLER et al. 2006). Im mediterranen Europa wurden die Auswirkungen auf heimische Ameisenarten vor allem im Doñana Nationalpark in Südspanien untersucht (CARPINTERO et al. 2003, 2005,

CARPINTERO & REYES-LÓPEZ 2008). Durch die Bildung von Superkolonien (siehe oben) verändern sie die lokale Artengemeinschaft. Neben den negativen Auswirkungen auf die Diversität anderer Ameisen und anderer Gruppen (inkl. Wirbeltiere) der Zönose (z. B. COLE et al. 1992, SUAREZ & CASE 2002, SANDERS et al. 2003, ROWLES & O'DOWD 2007), sind auch ökosystemare Veränderungen (z. B. CHRISTIAN 2001) und ökonomische Kosten beschrieben (durch Bekämpfungsmaßnahmen in der Landwirtschaft und in Gebäuden, VEGA & RUST 2001). SILVERMAN & BRIGHTWELL (2008) geben einen Überblick zu den unterschiedlichen Bekämpfungsmöglichkeiten gegen die Argentinische Ameise.

ROURA-PASCUAL et al. (2004) modellierten die potentielle globale Verbreitung von *L. humile* bei verschiedenen Klimawandelszenarien bis 2050. Ihre Untersuchungen prognostizieren, dass die Art bei der zu erwartenden Erwärmung weiter nördlich gelegene Gebiete besiedeln wird, während Vorkommen in tropischen Regionen - auch im Ursprungsgebiet - zurückgehen. Die Etablierung der Art in Österreich erscheint nach diesem Modell eher gering und eine Ausbreitung aus dem Mediterranraum wenig wahrscheinlich, wenngleich sekundäre Einschleppungen nicht berücksichtigt wurden und das Auftreten lokaler Populationen unter günstigen Rahmenbedingungen möglich erscheinen. Die Unsicherheit der verwendeten Szenarien wurde später durch „Ensemble predictions", d. h. die kombinierte Analyse unterschiedlicher Algorithmen, verifiziert und zeigte eine Bevorzugung küstennaher und flussnaher Gebiete (ROURA-PASCUAL et al. 2008). Dies stimmt auch mit der Beobachtung von WETTERER et al. (2006) überein, wonach die Art - obwohl seit vermutlich über 150 Jahren auf Madeira etabliert - nur ein kleines Areal besiedelt, wo sie vermutlich durch klimatische Faktoren limitiert wird.

Monomorium pharaonis (LINNAEUS 1758) [Pharaoh's Ant, Abb. 3d, 4c]

Die Herkunft der kleinen (2 mm), meist hellgelb gefärbten Pharaoameise ist unbekannt, wird aber meist in Afrika vermutet. Sie hat heute durch anthropogene Verschleppung im Gefolge des Menschen eine weltweite Verbreitung. In temperaten Gebieten lebt sie vor allem in permanent klimatisierten Gebäuden und hat große Bedeutung als Hygieneschädling in Krankenhäusern, wo sie als Vektor von Krankheitserregern in Erscheinung treten kann. Die chemische Bekämpfung dieser „tramp-Ameise" ist langwierig und aufwändig.

Myrmica rubra (Linnaeus 1758) [European Fire Ant]

Die (bislang) einzige europäische Art mit bedeutenden negativen Auswirkungen außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes. *Myrmica rubra* wurde vermutlich Anfang des 20. Jahrhunderts mit Pflanzenmaterial nach Nordamerika (nordöstliche USA, östliches Kanada) verschleppt, wo sie sich etabliert und weiter ausgebreitet hat. Neben anthropogen veränderten werden auch naturnahe Standorte besiedelt. Die Nestdichten im neuen Gebiet liegen mit durchschnittlich 1,24 Nestern m^{-2} deutlich über dem europäischen Wert von < 0,13 Nestern m^{-2}. Die polygyne Art kann in Europa und Nordamerika Superkolonien bilden und die Zahl der Arbeiterinnen pro Nest unterscheidet sich nicht signifikant zwischen Europa und Nordamerika (GRODEN et al. 2005, GARNAS et al. 2007). Kürzlich wurde mit *Myrmica specioides* BONDROIT 1918 eine weitere europäische Myrmicinae in den westlichen USA (Washington) festgestellt (JANSEN & RADCHENKO 2009).

4. **HYPOCLINEA HUMILIS n. sp.**

Operaria: **Long. 2·6 mm. Sordide ferruginea, micans, mandibularum parte apicali flavescenti, abdomine nigrofusco, tarsis et nonnunquam tibiis testaceis; microscopice adpresse pubescens, absque pilis abstantibus; subtilissime coriaceo-rugulosa, mandibulis nitidis sublaevigatis punctis nonnullis; clypeus margine antico late haud profunde emarginatus; thorax inter mesonotum et metanotum paulo at distincte constrictus, pronoto fornicato, mesonoto longitrorsum recto, transversim convexo, metanoto inermi longitrorsum fornicato pronoto paulo altiori; petioli squama compressa rotundata.**
Ad subgenus Iridomyrmex pertinens.
LECTA in locis urbem *Buenos Aires* ambientibus; anno 1866. — *STR.*

Abb. 7: Originalbeschreibung von *Hypoclinea humilis* aus MAYR (1868).

Paratrechina longicornis (LATREILLE 1802) [Longhorn Crazy Ant, Black Crazy Ant, Abb. 3e]

Paratrechina longicornis stammt wahrscheinlich aus den Tropen der Alten Welt und gilt als die heute vermutlich am weitesten verbreitete Ameisenart (Abb. 8). Sie ist eine „tramp-Ameise", die bevorzugt in urbanen Bereichen und in Gebäuden lebt, in temperaten Gebieten werden Glashäuser bevorzugt. In landwirtschaftlichen Flächen ist sie wegen der Förderung von Pflanzenläusen schädlich.

Pheidole megacephala (FABRICIUS 1793) [Big-Headed Ant, Abb. 3f]

Diese polymorphe "tramp-Ameise" stammt vermutlich aus Afrika (südlich der Sahara), sie wurde weltweit in temperate und tropische Gebiete verschleppt. Sie gilt als eine der problematischsten invasiven Ameisenarten. In Nordaustralien verdrängt sie heimische Ameisen und andere Wirbellose (HOFFMANN et al. 1999, HOFFMANN & PARR 2008) und in Mexico Termiten (DEJEAN et al. 2007). Sie kommt an gestörten Standorten, aber auch im natürlichen Waldland vor (in Australien: VANDERWOUDE et al. 2000). Sie ist weiters von landwirtschaftlicher Bedeutung und gilt als Haushaltslästling.

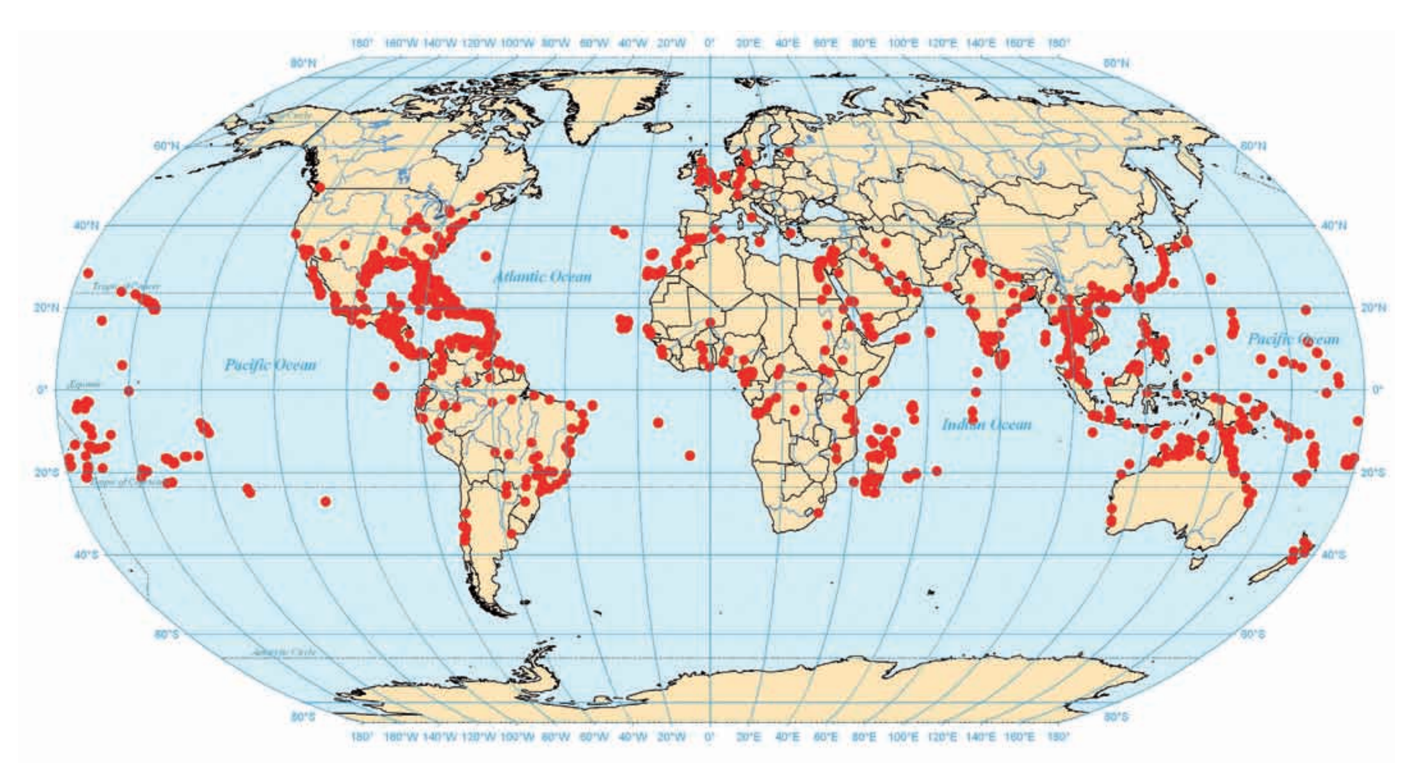


Abb. 8: Weltweite Verbreitung von *Paratrechina longicornis* (Latreille 1802). Aus: Wetterer (2008a).

Solenopsis invicta Buren 1972 [Red Imported Fire Ant, Abb. 10]

Die „Unbesiegbare“ (invicta, lat.) Feuerameise stammt ursprünglich aus Südamerika (Pantanal im südwestlichen Brasilien bis nördliches Argentinien) und kann monogyne oder polygyne Kolonien entwickeln. Die monogyne Form wurde um 1940 in den Süden der USA (Mobile, Alabama) verschleppt, wo sie vom damals 13-jährigen E.O. Wilson entdeckt wurde (Wilson 1994) und von wo sie sich in den folgenden Jahrzehnten ausgebreitet hat. In den 1970er-Jahren wurde erstmals die polygyne Form festgestellt, die sich ebenfalls ausbreitet und noch höhere Nestdichten erreicht, beide Formen kommen aber auch syntop vor (Fritz & Vander Meer 2003). Die Gründe für diesen Übergang der Koloniestruktur werden in den ökologischen Rahmenbedingungen und genetischen Ursachen vermutet (Tsutsui & Suarez 2003). Nach der Etablierungsphase haben die Kolonien der Art zugenommen und verfügbare Nestgründungsstandorte abgenommen. Dadurch waren Königinnen erfolgreicher, die sich im Nest fortgepflanzt haben, wodurch sich die genetische Verwandtschaft in der Kolonie verringerte und die Polygynie etablierte (Ross et al. 1996). Aber auch genetische Eigenschaften spielen eine Rolle. Königinnen aus polygynen Nestern sind genotypisch von Königinnen aus monogynen Kolonien verschieden (Ross & Keller 1998, Keller & Ross 1999, Krieger & Ross 2002, Gotzek & Ross 2007).

Sie treten im neuen Gebiet mit den heimischen Ameisenarten in Konkurrenz um Ressourcen und sind in der Lage diese durch ihre hohen Abundanzen zu verdrängen (Porter & Savignano 1990, Wojcik et al. 2001, Abb. 9). Sie attackieren (und fressen) aber auch Jungvögel, kleine Säuger und Reptilien (Allen et al. 1994, 2004). Besonders gut untersucht sind die negativen Auswirkungen von *S. invicta* auf die Virginiawachtel (*Colinus virginianus*, Odontophoridae), deren Bestände im Südosten der USA - vermutlich als Folge verringerter Wachstums- und Überlebensraten von Jungvögeln - seit dem Auftreten von Feuerameisen signifikant zurückgegangen sind (Allen et al. 1995). *Solenopsis invicta* besiedelt besonders rasch gestörte Habitate und frühe Sukzessionsstadien nach Änderung des Nutzungsregimes (Tschinkel 1988). Großflächige Änderungen der Bewirtschaftungspraxis (insbesondere Kahlschlagwirtschaft) werden für ihren Erfolg in den südöstlichen USA mitverantwortlich gemacht (Zettler et al. 2004, Todd et al. 2008). Die Art wurde auch an die Westküste der USA (Kalifornien), nach Australien und Neuseeland verschleppt und hat das Potential weitere Regionen zu besiedeln. Nach den bevorzugten Temperatur/Niederschlagsbedingungen ist in Europa der Mediterranraum, aber auch die atlantische Küste Westeuropas für die Art gut geeignet (Korzukhin et al. 2001, Morrison et al. 2004). Mit dem Klimawandel ist auch eine nordwärtsgerichtete Arealexpansion in den östlichen USA von 33 bzw. 133 km bis 2050 bzw. 2100 möglich (Morrison et al. 2005).

Ökonomische Schäden ergeben sich durch die zahlreichen, bis zu 35 cm hohen Nester, die eine Behinderung beim Mähen und Ernten darstellen. In Kalifornien verursacht *S. invicta* Schäden durch Ertragsverluste im Wein- und Obstbau und durch die Bekämpfung in Haushalten, wo sie in Hausgärten Beregnungsanlagen verstopfen oder Kurzschlüsse verursachen. Bei Beunruhigung stechen die aggressiven Tiere, was zu stark brennenden Pusteln führt (Abb. 10, 11). Rund 1 % der Bevölkerung reagiert allergisch auf die Proteine im Gift und gelegentlich kommt es in den USA zu Todesfällen. Seit Jahrzehnten wird die Art in den USA mit allen (erlaubten und unerlaubten) Mitteln erfolglos bekämpft. Das Spektrum reicht von großflächigen Ausbringungen von DDT und einer Vielzahl anderer Insektizide in den 1950er-Jahren bis zu den aktuellen Untersuchungen zu biologischen Antagonisten, vor allem Buckelfliegen (Phoridae), die als Parasitoiden in *S. invicta* leben, bislang aber keine entscheidende Rolle bei der Bekämpfung spielen (PORTER et al. 1997, WILLIAMS et al. 2003). Eine ausführliche Darstellung der Biologie der Feuerameisen findet sich bei TSCHINKEL (2006).

Tapinoma melanocephalum (FABRICIUS 1793) [Ghost Ant, Abb. 3g]

Die kleine (1,3-2 mm) Art ist von heimischen *Tapinoma*-Arten durch ihre Färbung gut zu unterscheiden. Während Kopf und Thorax dunkel gefärbt sind, vermittelt der sehr helle restliche Körper eine „geistartige" Erscheinung. Die tramp-Ameise lebt in anthropogen gestörten Habitaten und in Gebäuden. Ihre Herkunft ist unbekannt, wird aber in den Tropen der Alten Welt vermutet. Sie ist heute weltweit vor allem in tropischen Regionen verbreitet, während sie in temperaten Regionen überwiegend in Glashäusern und Gebäuden vorkommt (WETTERER 2008b, Abb. 12). Die polygynen Kolonien sind sehr „flexibel" in der Wahl ihrer Standorte und in der Lage binnen kurzer Zeit das Nest an andere Stellen zu verlagern. WETTERER (2008b) schildert, wie eine Kolonie über Nacht in den bereits für die Abreise gepackten Koffer eingezogen ist. *Tapinoma melanocephalum* besiedelt auch naturnahe Standorte, wo sie bislang aber keine auffallend negativen Auswirkungen gezeigt hat. Sie gilt vor allem als hygienisches und landwirtschaftliches Problem anthropogen veränderter Standorte („household pest").

Wasmannia auropunctata (ROGER 1863) [Little Fire Ant, Abb. 3h, 4h]

Die kleine Feuerameise (Körpergröße 1-2 mm) stammt aus Mittel- und Südamerika und wurde in zahlreiche tropische und subtropische Regionen verschleppt (West- und Zentralafrika, Melanesien, Polynesien, Florida, Galapagos, Australien) (WETTERER & PORTER 2003).

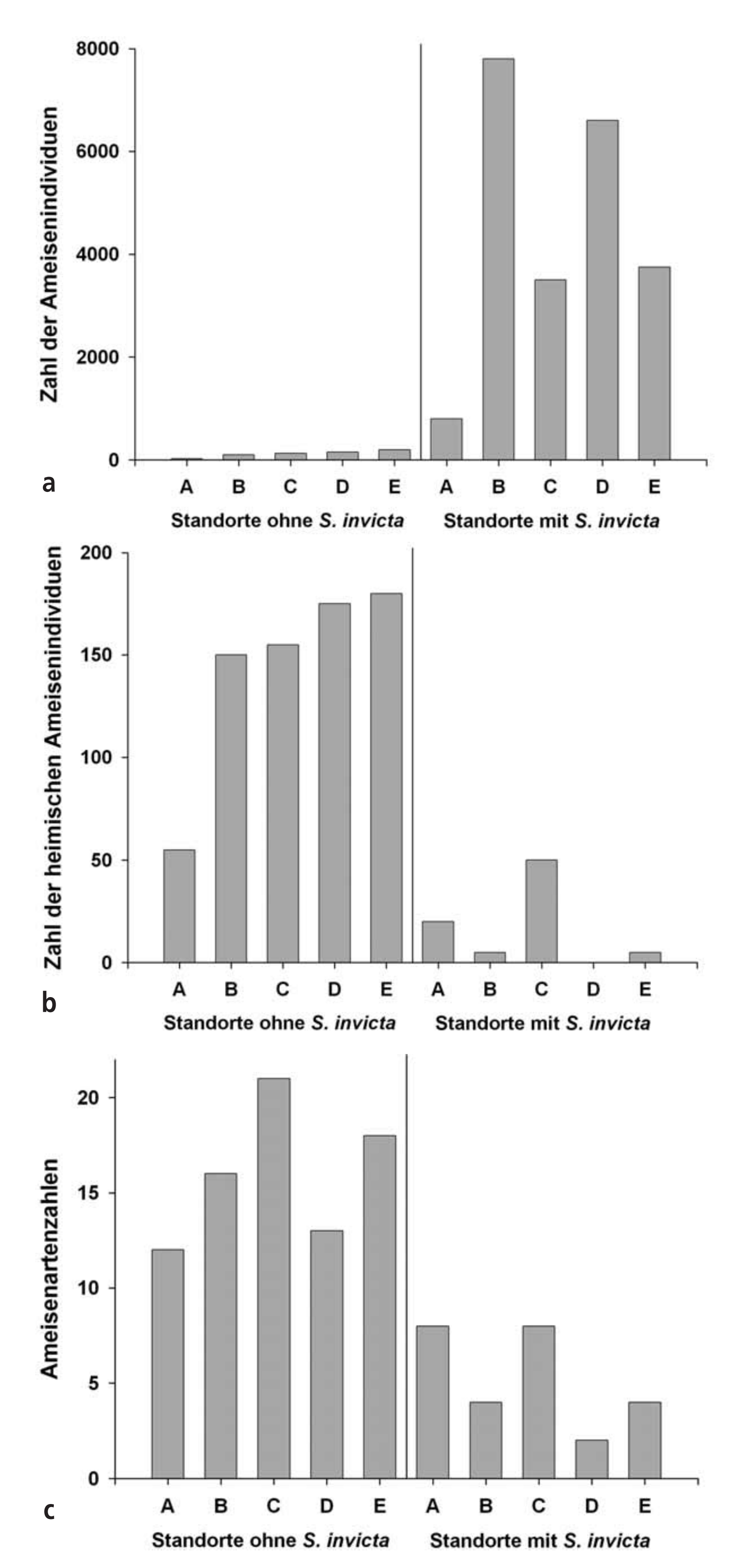


Abb. 9: Auswirkungen von *Solenopsis invicta* auf (a), (b) Ameisen-Abundanz und (c) -Artenzahlen im Vergleich verschiedener Standorte (A-E) ohne bzw. mit *S. invicta*-Vorkommen. Verändert nach PORTER & SAVIGNANO (1990).

Abb. 10: Die Feuerameise *Solenopsis invicta* BUREN 1972. (a) Verteidigungsstellung einer Arbeiterin. Deutlich ist der Stachel und ein austretender Tropfen aus der Giftdrüse erkennbar. (b) Der Biss ist weniger schmerzhaft als der Stich und dient vor allem zum Festhalten, während der Hinterleib nach vorne gebogen wird. (c) Feuerameisen erreichen sehr hohe Abundanzen! (d) Habitus. Fotos: Alexander Wild.



Abb. 11: Charakteristisches Bild drei Tage nach zahlreichen Stichen der Feuerameise. Foto: USDA, Wikipedia.

Zahlreiche Publikationen belegen negative Auswirkungen auf andere Ameisenarten und Wirbeltiere (z. B. WALKER 2006, JOURDAN et al. 2001). Neukaledonien wird durch eine einzige Superkolonie besiedelt (LE BRETON et al. 2004), deren Variabilität der kutikularen Kohlenwasserstoffmuster geringer als in Populationen im Ursprungsgebiet ist (ERRARD et al. 2005). Sie gilt als tramp-Ameise, die landwirtschaftliche und sozio-ökonomische Probleme durch die Förderung von Pflanzenläusen und das Stechen von Feldarbeitern verursacht (WETTERER & PORTER 2003). Eine Besonderheit ist die erst kürzlich aufgeklärte Reproduktionsbiologie durch ameiotische Parthenogenese: Weibliche (diploide) Geschlechtstiere entstehen durch Jungfernzeugung indem zwei haploide Eizellkerne verschmelzen (Thelytokie) und männliche (haploide) Geschlechtstiere durch nachträglichen Verlust des mütterlichen Genoms (Pseudoarrhentokie). Die Männchen sind somit genetisch idente Klone. Das männliche und weibliche Genom bildet zwei getrennte genetische Entwicklungslinien. Sterile weibliche Arbeiterinnen entstehen hingegen durch den üblichen Weg über befruchtete Eier und anschließende Reduktionsteilung (Meiose) (FOURNIER et al. 2005).

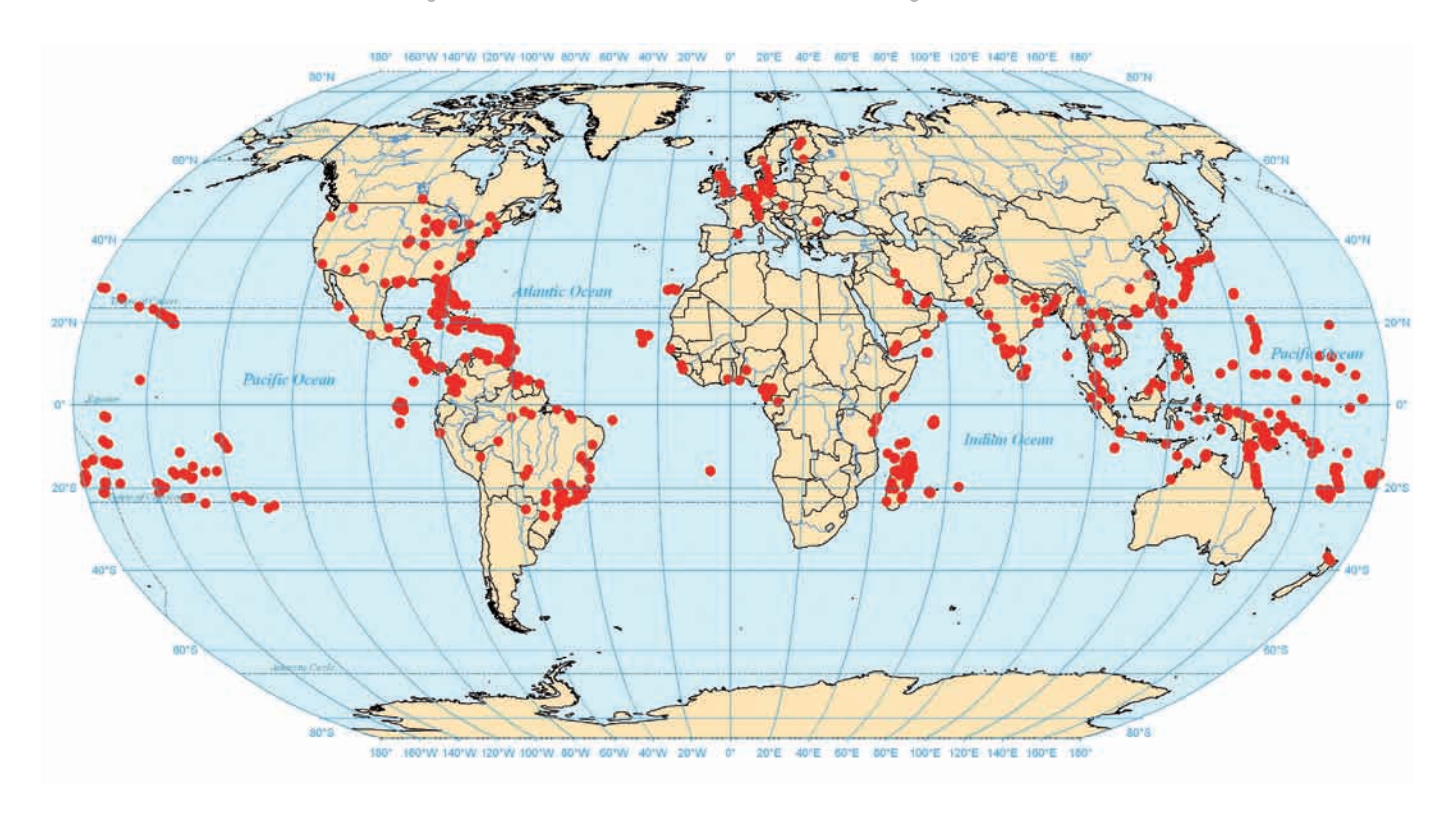


Abb. 12: Weltweite Verbreitung von *Tapinoma melanocephalum* (ROGER 1863). Aus: WETTERER (2008b).

Ausblick

„The truth is that it is practically impossible to make generalisations about which communities are susceptible or resistant to biological invasions, since the constants in theoretical models are, in reality, variables that depend on the species composition of the community and on the invading species." (Carpintero et al. 2003)

Auf internationaler Bühne werden invasive Ameisen intensiver beforscht denn je zuvor und es ist davon auszugehen, dass sich bestehende Trends (negative Auswirkungen auf heimische Arten, hohe Kosten durch Ertragsverluste und Bekämpfungsmaßnahmen) fortsetzen. Etablierte Ameisenarten sind (wie auch andere etablierte, gebietsfremde Arten) kaum oder nur mit hohem Aufwand bekämpfbar. Vorsorge ist daher die beste Kur. Mögliche Einschleppungsvektoren sollten identifiziert und regelmäßig überwacht werden, wie es in besonders betroffenen Regionen bereits geschieht, z. B. in Neuseeland oder im Pazifischen Raum (PACIFIC ANT PREVENTION PLAN 2004). Sofortige Gegenmaßnahmen sind die kostengünstigste Strategie gegen negative ökologische und ökonomische Auswirkungen gebietsfremder Arten. Auch wenn die Wahrscheinlichkeit der Etablierung gebietsfremder Ameisenarten in Mitteleuropa und besonders in Österreich gering ist, sollten invasive Arten mit bekannt negativen Auswirkungen bei einem Auftreten vorsorglich bekämpft werden.

Die durch den prognostizierten Klimawandel veränderten Umweltbedingungen stellen heimische und gebietsfremde Arten, aber auch Ökosysteme und deren Leistungen vor große Herausforderungen. Zahlreiche Effekte wurden bereits festgestellt (z. B. Veränderungen von Arealgrenzen und phänologischen Mustern, Entkopplung von Interaktionen zwischen Arten, WALTHER et al. 2002, PARMESAN 2006) oder werden vermutet und vieles wartet noch auf seine Entdeckung. Es ist zu erwarten, dass gebietsfremde Arten von den Auswirkungen des Klimawandels vermehrt profitieren (z. B. WARD & MASTERS 2007). Neben der Landnutzung sind biologische Invasionen und der Klimawandel sowie deren Wechselwirkungen die größten Herausforderungen für den Erhalt der biologischen Vielfalt im 21. Jahrhundert.

Danksagung

Ich danke Christian Dietrich (St. Pölten) und Hans Ambach (Linz) für die Einladung zu diesem Beitrag sowie Birgit Schlick-Steiner und Florian Steiner (Innsbruck) für hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript. Für das zur Verfügung stellen der Abbildungen danke ich Xavier Espadaler (Barcelona), Eli Sarnat (Davis, CA), Birgit Schlick-Steiner & Florian Steiner (Innsbruck), James Wetterer (Jupiter, FL) und Alexander Wild (Urbana, IL).

Zusammenfassung

In der Arbeit wird versucht einen kurzen Überblick über Verbreitung und Auswirkungen ausgewählter gebietsfremder Ameisenarten zu geben. Anhand von Beispielen werden allgemeine invasionsökologische Muster diskutiert und kurze Steckbriefe ausgewählter Arten präsentiert.

Literatur

ABBOTT K.L. (2005): Supercolonies of the invasive yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*, on an oceanic island: forager activity patterns, density and biomass. — Ins. Soc. **52**: 266-273.

ABBOTT K.L. (2006): Spatial dynamics of supercolonies of the invasive yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*, on Christmas Island, Indian Ocean. — Diversity Distrib. **12**: 101-110.

ABBOTT K.L. & P.T. GREEN (2007): Collapse of an ant-scale mutualism in a rainforest on Christmas Island. — Oikos **116**: 1238-1246.

ALLEN C.R., DEMARAIS S. & R.S. LUIZ (1994): Red imported fire ant impacts on wildlife: an overview. — Tex. J. Sci. **46**: 51-59.

ALLEN C.R., LUIZ R.S. & S. DEMARAIS (1995): Red imported fire ant impacts on northern bobwhite quail populations. — Ecol. Appl. **5**: 632-638.

ALLEN C.R., EPPERSON D.M. & A.S. GARMESTANI (2004): Red Imported Fire Ant impacts on wildlife: a decade of research. — Am. Midl. Nat. **152**: 88-103.

BACH C.E. (1991): Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). — Oecologia **87**: 233-239.

BJÖRKMAN-CHISWELL B.T., VAN WILGENBURG E., THOMAS M.L., SWEARER S.E. & M.A. ELGAR (2008): Absence of aggression but not nestmate recognition in an Australian population of the Argentine ant *Linepithema humile*. — Ins. Soc. **55**: 207-212.

BOND W. & P. SLINGSBY (1984): Collapse of an ant-plant mutualism - the Argentine Ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Protaceae. — Ecology **65**: 1031-1037.

BUSCHINGER A. (2004): Risiken und Gefahren zunehmenden internationalen Handels mit Ameisen zu Privat-Haltungszwecken (Hymenoptera: Formicidae). — Myrmecol. News **6**: 79-82.

CARPINTERO S. & J. REYES-LÓPEZ (2008): The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*). — Biol. Invasions **10**: 25-35.

CARPINTERO S., REYES-LÓPEZ J. & L.A. DE REYNA (2003): Impact of human dwellings on the distribution of the exotic Argentine ant: a case study in the Doñana National Park, Spain. — Biol. Conserv. **115**: 279-289.

CARPINTERO S., REYES-LÓPEZ J. & L.A. DE REYNA (2005): Impact of Argentine ants (*Linepithema humile*) on an arboreal ant community in Doñana National Park, Spain. — Biodiversity and Conservation **14**: 151-163.

CHRISTIAN C.E. (2001): Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. — Nature **413**: 635-639.

COLAUTTI R.I. & H.J. MACISAAC (2004): A neutral terminology to define 'invasive' species. — Diversity Distrib. **10**: 135-141.

COLE F.R., MEDEIROS A.C., LOOPE L.L. & W.W. ZUEHLKE (1992): Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. — Ecology **73**: 1313-1322.

CORIN S.E., LESTER P.J., ABBOTT K.L. & P.A. RITCHIE (2007): Inferring historical introduction pathways with mitochondrial DNA: the case of introduced Argentine ants (*Linepithema humile*) into New Zealand. — Diversity Distrib. **13**: 510-518.

CREMER S., UGELVIG L.V., LOMMEN T.E., PETERSEN K.S. & J.S. PEDERSEN (2006): Attack of the invasive garden ant: aggression behaviour of *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) against native *Lasius* species in Spain. — Myrmecol. News **9**: 13-19.

CREMER S., UGELVIG L.V., DRIJFHOUT F.P., SCHLICK-STEINER B.C., STEINER F.M., SEIFERT B., HUGHES D.P., SCHULZ A., PETERSEN K.S., KONRAD H., STAUFFER C., KIRAN K., ESPADALER X., D'ETTORRE P., AKTAÇ N., EILENBERG J., JONES G.R., NASH D.R., PEDERSEN J.S. & J.J. BOOMSMA (2008): The evolution of invasiveness in garden ants. — PloS ONE 3(12): e3838. doi: 10.1371/journal.pone.0003838

CROOKS J.A. (2005): Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. — Ecoscience **12**: 316-329.

DAISIE (2009) Handbook of Alien Species in Europe. — Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology. Vol. 3. Springer Verlag: 1-370.

DAVIS N.E., O'DOWD D.J., GREEN P.T. & R. MACNALLY (2008): Effects of an alien ant invasion on abundance, behavior, and reproductive success of endemic island birds. — Conserv. Biol. **22**(5): 1165-1176.

DEJEAN A., KENNE M. & C.S. MOREAU (2007): Predatory abilities favour the success of the invasive ant *Pheidole megacephala* in an introduced area. — J. Appl. Entomol. **131**: 625-629.

DEYRUP M. (2003): An updated list of Florida ants (Hymenoptera: Formicidae). — Florida Entomol. **86**: 43-48.

DIETRICH C.O. (2004): Die Krummameise, *Proceratium melinum* (ROGER 1860), ein unauffälliger und bemerkenswerter Einwanderer in Österreich (Hymenoptera: Formicidae). — Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum **16**: 7-32.

ELTON C.S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. — Methuen, London: 1-181.

ERRARD C., DELABIE J., JOURDAN H. & A. HEFETZ (2005): Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (ROGER) (Hymenoptera Formicidae): a key to the invasive success of a tramp species. — Naturwiss. **92**: 319-323.

ESPADALER X. & V. BERNAL (2003): Exotic ants in the Canary Islands (Hymenoptera, Formicidae). — Vieraea **31**: 1-7.

ESPADALER X. & V. BERNAL (2008): *Lasius neglectus*, a polygynous, sometimes invasive, ant. — http://www.creaf.uab.es/xeg/lasius/index.htm (abgefragt 01.11.2008)

ESPADALER X., TARTALLY A., SCHULTZ R., SEIFERT B. & C. NAGY (2007): Regional trends and preliminary results on the local expansion rate in the invasive garden ant, *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae). — Insect Soc. **54**: 293-301.

FIEDLER K. (2006): Ant-associates of palaearctic lycaenid butterfly larvae (Hymenoptera: Formicidae; Lepidoptera: Lycaenidae) - a review. — Myrmecol. News **9**: 77-87.

FRITZ G.N. & R.K. VANDER MEER (2003): Sympatry of polygyne and monogyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). — Ann. Entomol. Soc. Am. **96**: 86-92.

FOURNIER D., ESTOUP A., ORIVEL J., FOUCAUD J., JOURDAN H., LE BRETON J. & L. KELLER (2005): Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. — Nature **435**: 1230-1234.

GARNAS J.R., DRUMMOND F.A. & E. GRODEN (2007): Intercolony aggression within and among local populations of the invasive ant, *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae), in coastal Maine. — Environ. Entomol. **36**: 105-113.

GIRAUD T., PEDERSEN J.S. & L. KELLER (2002): Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. — Proc. Natl. Acad. Sci. **99**(9): 6075-6079.

GÓMEZ C. & J. OLIVERAS (2003): Can the Argentine ant (*Linepithema humile* Mayr) replace native ants in myrmecochory? — Acta Oecol. **24**: 47-53.

GÓMEZ K. & X. ESPADALER (2006): Exotic ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Balearic Islands. — Myrmecol. News **8**: 225-233.

GOTZEK D. & K.G. ROSS (2007): Genetic regulation of colony social organization in fire ants: an integrative overview. — Quart. Rev. Biol. **82**: 201-226.

GRODEN E., DRUMMOND F.A., GARNAS J. & A. FRANCEOUR (2005): Distribution of an invasive ant, *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae), in Maine. — J. Econ. Entomol. **98**: 1774-1784.

GROVER C.D., DAYTON K.C., MENKE S.B. & D.A. HOLWAY (2007): Effects of aphids on foliar foraging by Argentine ants and the resulting effects on other arthropods. — Ecol. Entomol. **33**: 101-106.

HAYES K.R. & S.C. BARRY (2008): Are there any consistent predictors of invasion success? — Biol. Invasions **10**: 483-506.

HEE J.J., HOLWAY D.A., SUAREZ A.V. & T.J. CASE (2000): Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. — Conserv. Biol. **14**(2): 559-563.

HELLER G. (2004): Ein Vorkommen von *Crematogaster scutellaris* (OLIVIER 1791) (Hymenoptera: Formicidae) in Süddeutschland. — Myrmecol. News **6**: 1-3.

HELLER N.E. (2004): Colony structure in introduced and native populations of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*. — Insect. Soc. **51**: 378-386.

HELLER N.E., SANDERS N.J. & D.M. GORDON (2006): Linking temporal and spatial scales in the study of an Argentine ant invasion. — Biol. Invasions **8**: 501-507.

HELMS K.R. & S.B. VINSON (2003): Apparent facilitation of an invasive mealybug by an invasive ant. — Insect. Soc. **50**: 403-404.

HILL M., HOLM K., VEL T., SHAH N.J. & P. MATYOT (2003): Impact of the introduced yellow crazy ant *Anoplolepis gracilipes* on Bird Island, Seychelles. — Biol. Conserv. **12**: 1969-1984.

HOFFMANN B.D. & C.L. PARR (2008): An invasion revisited: the African bigheaded ant (*Pheidole megacephala*) in northern Australia. — Biol. Invasions **10**: 1171-1191.

HOFFMANN B.D., ANDERSEN A.N. & G.J.E. HILL (1999): Impact of an introduced ant on native forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. — Oecologia **120**: 595-604.

HÖLLDOBLER B. & E.O. WILSON (1990): The Ants. — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 1-732.

HOLWAY D.A., SUAREZ A.V. & T.J. CASE (1998): Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. — Science **282**: 949-952.

HOLWAY D.A., LACH L., SUAREZ A.V., TSUTSUI N.D. & T.J. CASE (2002): The causes and consequences of ant invasions. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **33**: 181-233.

HUMAN K.G. & D.M. GORDON (1996): Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. — Oecologia **105**: 405-412.

HUMAN K.G. & D.M. GORDON (1997): Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. — Conserv. Biol. **11**: 1242-1248.

JANSEN G. & A. RADCHENKO (2009): *Myrmica specioides* BONDROIT: a new invasive ant species in the USA? — Biol. Invasions **11**: 253-256.

JOURDAN H., SADLIER, R.A., & A.M. BAUER (2001): Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: evidence from a sclerophyll forest (Hymenoptera: Formicidae). — Sociobiology **38**: 283-301.

KAPLAN I. & M.D. EUBANKS (2005): Aphids alter the community-wide impact of fire ants. — Ecology **86**: 1640-1649.

KEGEL B. (1999): Die Ameise als Tramp. Von biologischen Invasionen. — Ammann Verlag, Zürich: 1-417.

KENIS M., AUGER-ROZENBERG M.-A., ROQUES A., TIMMS L., PÉRÉ C., COCK M.J.W., SETTELE J., AUGUSTIN S. & C. LOPEZ-VAAMONDE (2008): Ecological effects of invasive alien insects. — Biol. Invasions, in Druck. doi: 10.1007/s10530-008-9318-y

KELLER L. & K.G. ROSS (1999): Major gene effects on phenotype and fitness: the relative roles of Pgm-3 and Gp-9 in introduced populations of the fire ant *Solenopsis invicta*. — J. Evol. Biol. **12**: 672-680.

KOH L.P., DUNN R.R., SODHI N.S., COLWELL R.K., PROCTOR H.C. & V.S. SMITH (2004): Species coextinctions and the biodiversity crisis. — Science **305**: 1632-1634.

KORZUKHIN M.D., PORTER S.D., THOMPSON L.C. & S. WILEY (2001): Modeling temperature-dependent range limits for the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the United States. — Environ. Entomol. **30**: 645-655.

KOWARIK I. (2003): Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. — Ulmer, Stuttgart: 1-380.

KRIEGER M.J.B. & K.G. ROSS (2002): Identification of a major gene regulating complex social behaviour. — Science **295**: 328-332.

KRUSHELNYCKY P.D. & R.G. GILLESPIE (2008): Compositional and functional stability of arthropod communities in the face of ant invasions. — Ecol. Appl. **18**(6): 1547-1562.

KRUSHELNYCKY P.D., LOOPE L.L. & N.J. REIMER (2005): The ecology, policy, and management of ants in Hawaii. — Proc. Hawaiian Entomol. Soc. **37**: 1-25.

LACH L. (2003): Invasive Ants: Unwanted partners in Ant-Plant Interactions? — Ann. Miss. Bot. Gard. **90**: 91-108.

LACH L. (2005): Interference and exploitation competition of three nectar-thieving invasive ant species. — Insect. Soc. **52**: 257-262.

LACH L. (2007): A mutualism with a native membracid facilitates pollinator displacement by Argentine ants. — Ecology **88**: 1994-2004.

LACH L. (2008): Argentine ants displace floral arthropods in a biodiversity hotspot. — Diversity Distrib. **14**: 281-290.

LACH L. & M.L. THOMAS (2008): Invasive ants in Australia: documented and potential ecological consequences. — Australian J. Entomol. **47**: 275-288.

LAFLEUR B., HOOPER-BÙI L.M., MUMMA E.P. & J.P. GEAGHAN (2005): Soil fertility and plant growth in soils from pine forests and plantations: Effect of invasive red imported fire ants *Solenopsis invicta* (Buren). — Pedobiologia **49**: 415-423.

Le Breton J., Delabie J.H.C., Chazeau J., Dejean A. & H. Jourdan (2004): Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). — J. Insect Behav. **17**: 263-271.

Lester P.J. (2005): Determinants for the successful establishment of exotic ants in New Zealand. — Diversity Distrib. **11**: 279-288.

Lockwood J.L., Cassey P. & T. Blackburn (2005): The role of propagule pressure in explaining species invasions. — Trends Ecol. Evol. **20**: 223-228.

Mayer V. (2009): Tragedienste gegen Nahrung: Ameisen als Frucht- und Samenverbreiter. — Denisia **25**: 107-118.

McGlynn T.P. (1999a): The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. — J. Biogeogr. **26**: 535-548.

McGlynn T.P. (1999b): Non-native ants are smaller than related native ants. — Am. Nat. **154**: 690-699.

Mikheyev A.S., Tchingnoumba L., Henerson A. & A. Alonso (2008): Effect of propagule pressure on the establishment and spread of the little fire ant *Wasmannia auropunctata* in a Gabonese oilfield. — Diversity Distribut. **14**: 301-306.

Morrison L.W. (2000): Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. — Oikos **90**: 238-252.

Morrison L.W., Porter S.D., Daniels E. & M.D. Korzukhin (2004): Potential global range expansion of the invasive fire ant, *Solenopsis invicta*. — Biol. Invasions **6**: 183-191.

Morrison L.W., Korzukhin M.D. & S.D. Porter (2005): Predicted range expansion of the invasive fire ant, *Solenopsis invicta*, in the eastern United States based on the VEMAP global warming scenario. — Diversity Distrib. **11**: 199-204.

Ness J.H. & J.L. Bronstein (2004): The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. — Biol. Invasions **6**: 445-461.

Nygard J.P., Sanders N.J. & E.F. Connor (2008): The effects of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) and the native ant *Prenolepis imparis* on the structure of insect herbivore communities on willow trees (*Salix lasiolepis*). — Ecol. Entomol. **33**: 789-795.

O'Dowd D.J., Green P.T. & P.S. Lake (2003): Invasional 'meltdown' on an oceanic island. — Ecol. Lett. **6**: 812-817.

Oliver T.H., Pettitt T., Leather S.R. & J.M. Cook (2008): Numerical abundance of invasive ants and monopolisation of exudate-producing resources - a chicken and egg situation. — Insect Conserv. Div. **1**: 208-214.

Oliveras J., Bas J.M. & C. Gómez (2007): A shift in seed harvesting by ants following Argentine ant invasion. — Vie et Milieu **57**: 75-81.

Pacific Ant Prevention Plan (2004): http://www.invasivespecies.net/database/species/reference_files/PAPP.pdf (Zugriff: Oktober 2008)

Parmesan C. (2006): Ecological and evolutionary responses to recent climate change. — Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. **37**: 637-669.

Passera L. (1994): Characteristics of tramp species. — In: Williams D.F. (Ed.): Exotic Ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species. Westview Press, Boulder, CO: 23-43.

Pedersen J.S., Krieger M.J.B., Vogel V., Giraud T. & L. Keller (2006): Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant. — Evolution **60**(4): 782-791.

Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & D. Morrison (2000): Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. — BioScience **50**: 53-65.

Porter S.D. & D.A. Savignano (1990): Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. — Ecology **71**: 2095-2106.

Porter S.D., Williams D.F., Patterson R.S. & H.G. Fowler (1997): Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): Escape from natural enemies? — Environ. Entomol. **26**: 373-384.

Pyšek P. & D.M. Richardson (2007): Traits associated with invasiveness: Where do we stand? — In: Nentwig W. (Ed.): Biological Invasions. Springer, Berlin, Ecological Studies **193**: 97-122.

Rabitsch W. (2002): Hautflügler: "Taillenwespen" (Hymenoptera: Apocrita). — In: Essl F. & W. Rabitsch (Hrsg.): Neobiota in Österreich. Umweltbundesamt, Wien: 349-351.

Reimer N.J. (1994): Distribution and impact of alien ants in vulnerable Hawaiian ecosystems. — In: Williams D.F. (Ed.): Exotic Ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species. Westview Press, Boulder, CO: 11-22.

Reitz S.R. & J.T. Trumble (2002): Competitive displacement among insects and arachnids. — Annu. Rev. Entomol. **47**: 435-465.

Richardson D.M. & P. Pyšek (2008): Fifty years of invasion ecology - the legacy of Charles Elton. — Diversity Distribut. **14**(2): 161-168.

Richardson D.M. & M. Rejmánek (2004): Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. — Diversity Distribut. **10**(5/6): 321-331.

Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & C.J. West (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. — Diversity Distribut. **6**: 93-107.

Ross K.G. & L. Keller (1998): Genetic control of social organization. — Proc. Natl. Acad. Sci. **95**: 14232-14237.

Ross K.G., Vargo E.L. & L. Keller (1996): Social evolution in a new environment: The case of introduced fire ants. — Proc. Natl. Acad. Sci. **93**: 3021-3025.

Roura-Pascual N., Suarez A.V., Gómez C., Pons P., Touyama Y., Wild A.L. & A.T. Peterson (2004): Geographic potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. — Proc. R. Soc. Lond. B **271**: 2527-2534.

Roura-Pascual N., Brotons L., Peterson A.T. & W. Thuiller (2008): Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. — Biol. Invasions, in Druck. doi: 10.1007/s10530-008-9313-3

Rowles A.D. & D.J. O'Dowd (2007): Interference competition by Argentine ants displace native ants: implications for biotic resistance to invasion. — Biol. Invasions **9**: 73-85.

Sanders N.J., Barton K.E. & D.M. Gordon (2001): Long-term dynamics of the distribution of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant taxa in northern California. — Oecologia **127**: 123-130.

Sanders N.J., Gotelli N.J., Heller N.E. & D.M. Gordon (2003): Community disassembly by an invasive species. — Proc. Natl. Acad. Sci. **100**: 2474-2477.

Schultz R. & B. Seifert (2005): *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) - a widely distributed tramp species in Central Asia. — Myrmecol. News **7**: 47-50.

SEIFERT B. (2000): Rapid range expansion in *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) - an Asian invader swamps Europe. — Dtsch. Entomol. Z. **47**: 173-179.

SEIFERT B. (2003): *Hypoponera punctatissima* (ROGER) and *H. schauinslandi* (EMERY) - Two morphologically and biologically distinct species (Hymenoptera: Formicidae). — Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **75**: 61-81.

SIMBERLOFF D. (2006): Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? — Ecol. Letters **9**: 912-919.

SIMBERLOFF D. & B. VON HOLLE (1999): Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? — Biol. Invasions **1**: 21-32.

SILVERMAN J. & R.J. BRIGHTWELL (2008): The Argentine Ant: Challenges in Managing an Invasive Unicolonial Pest. — Annu. Rev. Entomol. **53**: 231-252.

STEINER F.M., SCHÖDL S. & B.C. SCHLICK-STEINER (2002): Liste der Ameisen Österreichs (Hymenoptera: Formicidae), Stand Oktober 2002. — Beiträge zur Entomofaunistik **3**: 17-25.

STEINER F.M., SCHLICK-STEINER B.C., SCHÖDL S. & H. ZETTEL (2003): Neues zur Kenntnis der Ameisen Wiens (Hymenoptera: Formicidae). — Myrmecol. News **5**: 31-35.

STEINER F.M., SCHLICK-STEINER B.C., SCHÖDL S., ESPADALER X., SEIFERT B., CHRISTIAN E. & C.STAUFFER (2004): Phylogeny and bionomics of *Lasius austriacus* (Hymenoptera, Formicidae). — Insect. Soc. **51**: 24-29.

STEINER F.M., SCHLICK-STEINER B.C., MODER K., STAUFFER C., ARTHOFER W., BUSCHINGER A., ESPADALER X., CHRISTIAN E., EINFINGER K., LORBEER E., SCHAFELLNER C., AYASSE M. & R.H. CROZIER (2007): Abandoning aggression but maintaining self-nonself discrimination as a first stage in ant supercolony formation. — Current Biology **17**: 1903-1907.

STORER A.J., JURGENSEN M.F., RISCH A.C., DELISLE J. & M.D. HYSLOP (2008): The fate of an intentional introduction of *Formica lugubris* to North America from Europe. — J. Appl. Entomol. **132**: 276-280.

STYRSKY J.D. & M.D. EUBANKS (2007): Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. — Proc. Biol. Sci. **274**(1607): 151-164.

SUAREZ A.V. & T.J. CASE (2002): Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: ant invasions and horned lizards. — Ecol. Appl. **12**: 291-298.

SUAREZ A.V., BOLGER D.T. & T.J. CASE (1998): Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. — Ecology **79**: 2041-2056.

SUAREZ A.V., HOLWAY D.A. & T.J. CASE (2001): Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. — Proc. Natl. Acad. Sci. **98**: 1095-1100.

SUAREZ A.V., HOLWAY D.A. & P.S. WARD (2005): The role of opportunity in the unintentional introduction of nonnative ants. - Proc. Natl. Acad. Sci. **102**: 17032-17035.

TARTALLY A. (2000): Notes on the coexistence of the supercolonial *Lasius neglectus* VAN LOON, BOOMSMA & ANDRÁSFALVY 1990 (Hymenoptera: Formicidae) with other ant species. — Tiscia **32**: 43-46.

TARTALLY A. (2006): Long term expansion of a supercolony of the invasive garden ant, *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae). — Myrmecol. News **9**: 21-25.

TARTALLY A., HORNUNG E. & X. ESPADALER (2004): The joint introduction of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda: Oniscidea) and *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) into Hungary. — Myrmecol. News **6**: 61-66.

TODD B.D., ROTHERMEL B.B., REED R.N., LUHRING T.M., SCHLATTER K., TRENKAMP L. & J.W. GIBBONS (2008): Habitat alteration increases invasive fire ant abundance to the detriment of amphibians and reptiles. — Biol. Invasions **10**: 539-546.

TOUYAMA Y., OGATA K. & T. SUGIYAMA (2003): The argentine ant, *Linepithema humile*, in Japan: Assessment of impact on species diversity of ant communities in urban environments. — Entomol. Sci. **6**: 57-62.

TSCHINKEL W.R. (1988): Distribution of the fire ants *Solenopsis invicta* und *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in northern Florida in relation to habitat and disturbance. — Ann. Entomol. Soc. Am. **81**: 76-81.

TSCHINKEL W.R. (2006): The fire ants. — Harvard Univ. Press, Cambridge, MA: 1-744.

TSUTSUI N.D. & T.J. CASE (2001): Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. — Evolution **55**: 976-985.

TSUTSUI N.D. & A.V. SUAREZ (2003): The colony structure and population biology of invasive ants. — Conserv. Biol. **17**: 48-58.

TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V., HOLWAY D.A. & T.J. CASE (2000): Reduced genetic variation and the success of an invasive species. — Proc. Natl. Acad. Sci. **97**(11): 5948-5953.

TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V., HOLWAY D.A. & T.J. CASE (2001): Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. — Mol. Ecol. **10**: 2151-2161.

TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V. & R.K. GROSBERG (2003): Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. — Proc. Natl. Acad. Sci. **100**(3): 1078-1083.

UGELVIG L.V., DRIJFHOUT F.P., KRONAUER D.J.C., BOOMSMA J.J., PEDERSEN J.S. & S. CREMER (2008): The introduction history of invasive garden ants in Europe: Integrating genetic, chemical and behavioural approaches. — BMC Biology **6**(11): 1-14.

VANDERWOUDE C., LOBRY DE BRUYN L.A. & A.P.N. HOUSE (2000): Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. — Austral Ecology **25**: 253-259.

VAN LOON A.J., BOOMSMA J.J. & A. ANDRÁSFALVY (1990): A new polygynous *Lasius* species (Hymenoptera: Formicidae) from Central Europe. I. Description and general biology. — Insect. Soc. **37**: 348-362.

VEGA S.J. & M.K. RUST (2001): The Argentine ant - a significant invasive species in agricultural, urban and natural environments. — Sociobiology **37**: 3-25.

WALKER K.L. (2006): Impact of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, on native forest ants in Gabon. — Biotropica **38**: 666-673.

WALTERS A.C. (2006): Invasion of Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae) in South Australia: Impacts on community composition and abundance of invertebrates in urban parklands. — Austral Ecology **31**: 567-576.

WALTERS A.C. & D.A. MACKAY (2005): Importance of large colony size for sucessful invasion by Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae): Evidence for biotic resistance by native ants. — Austral Ecology **30**: 395-406.

WALTHER G.R., POST E., CONVEY P., MENZEL A., PARMESAN C., BEEBEE T.J.C., FROMENTIN J.-M, HOEGH-GULDBERG O. & F. BAIRLEIN (2002): Ecological responses to recent climate change. — Nature **416**: 389-395.

WARD D.F. (2005): Changes to the classification of ants (Hymenoptera: Formicidae). — The Weta **30**: 16-18.

WARD D.F. & J.K. WETTERER (2006): Checklist of the Ants of Fiji (Hymenoptera: Formicidae). — In: EVENHUIS N.L. & D.J. BICKEL (Eds.): Fiji Arthropods III. Bishop Museum Occasional Papers **85**: 23-47.

WARD D.F., BEGGS J.R., CLOUT M.N., HARRIS R.J. & S. O'CONNOR (2006): The diversity and origin of exotic ants arriving in New Zealand via human-mediated dispersal. — Diversity Distribut. **12**: 601-609.

WARD N.L. & G.J. MASTERS (2007): Linking climate change and species invasions: an illustration using insect herbivores. — Global Change Biology **13**: 1605-1615.

WARD P.S. (1987): Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. — Hilgardia **55**: 1-16.

WARD P.S. (2005): Synoptic review of the ants of California. — Zootaxa **936**: 1-68.

WARWICK D. (2007): Ants of New Zealand. — University of Otago Press, Otago: 1-239.

WAY M.J., PAIVA M.R. & M.E. CAMMELL (1999): Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumatopoea pityocampa* (DEN. & SCHIFF.) by the Argentine ant *Linepithema humile* (MAYR) in Portugal. — Agric. Forest Entomol. **1**: 27-31.

WERNER F.G. (1961): *Anthicus tobias* MARSEUL, another tramp species (Coleoptera: Anthicidae). — Psyche **68**: 70-72.

WETTERER J.K. (2006): The vanished plague ants (Hymenoptera: Formicidae) of the 19th century Bermuda. — Myrmecol. News **8**: 219-224.

WETTERER J.K. (2007): *Paratrechina pubens* (FOREL 1893) (Hymenoptera: Formicidae), a candidate for the plague ant of the 19th century Bermuda. — Myrmecol. News **10**: 39-40.

WETTERER J.K. (2008a): Worldwide spread of the longhorn crazy ant, *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae). — Myrmecol. News **11**: 137-149.

WETTERER J.K. (2008b): Worldwide spread of the ghost ant, *Tapinoma melanocephalum* (Hymenoptera: Formicidae). — Myrmecol. News **12**: 23-33.

WETTERER J.K. & S.D. PORTER (2003): The little fire ant *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact and control. — Sociobiology **42**: 1-41.

WETTERER J.K. & A.L. WETTERER (2006): A disjunct Argentine ant metacolony in Macaronesia and southwestern Europe. — Biol. Invasions **8**: 1123-1129.

WETTERER J.K., BANKO P.C., LANIAWE L., SLOTTERBACK J.W. & G. BRENNER (1998): Non-indigenous ants at high elevations on Mauna Kea, Hawaii. — Pacific Science **52**: 228-236.

WETTERER J.K., ESPADALER X., WETTERER A.L. & S.G.M. CABRAL (2004): Native and exotic ants of the Azores (Hymenoptera: Formicidae). — Sociobiology **44**: 1-20.

WETTERER J.K., ESPADALER X., WETTERER A.L., AGUIN-POMBO D. & A.M. FRANQUINHO-AGUIAR (2006): Long-term impact of exotic ants on the native ants of Madeira. — Ecol. Entomol. **31**: 358-368.

WETTERER J.K., ESPADALER X., ASHMOLE N.P., MENDEL H., CUTLER C. & J. ENDEMAN (2007): Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the South Atlantic islands of Ascension Island, St Helena, and Tristan da Cunha. — Myrmecol. News **10**: 29-37.

WILD A.L. (2004): Taxonomy and distribution of the Argentine Ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). — Ann. Entomol. Soc. Am. **97**(6): 1204-1215.

WILLIAMS D.F., OI D.H., PORTER S.D., PEREIRA R.M. & J.A. BRIANO (2003): Biological control of imported fire ants. — Am. Entomol. **49**: 144-155.

WILLIAMSON M. (1996): Biological invasions. — Chapman & Hall, London: 1-244.

WILSON E.O. (1994): Naturalist. — Island Press, Washington, DC: 1-380.

WILSON E.O. (2005): Early ant plagues in the New World. — Nature **433**: 32.

WOJCIK D.P., ALLEN C.R., BRENNER R.J., FORYS E.A., JOUVENAZ D.P. & R.S. LUTZ (2001): Red imported fire ants: impact on biodiversity. — Am. Entomol. **47**: 16-23.

ZEE J. & D. HOLWAY (2006): Nest raiding by the invasive Argentine ant on colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex subnitidus*. — Insect. Soc. **53**: 161-167.

ZETTLER J.A., SPIRA T.P. & C.R. ALLEN (2001): Ant-seed mutualism: Can red imported fire ants sour the relationship? — Biol. Conserv. **101**: 249-253.

ZETTLER J.A., TAYLOR M.D., ALLEN C.R. & T.P. SPIRA (2004): Consequences of forest clear-cuts for native and nonindigenous ants (Hymenoptera: Formicidae). — Ann. Entomol. Soc. Am. **97**: 513-518.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang RABITSCH
Umweltbundesamt
Spittelauer Lände 5
A-1090 Wien
Austria
E-Mail: wolfgang.rabitsch@umweltbundesamt.at